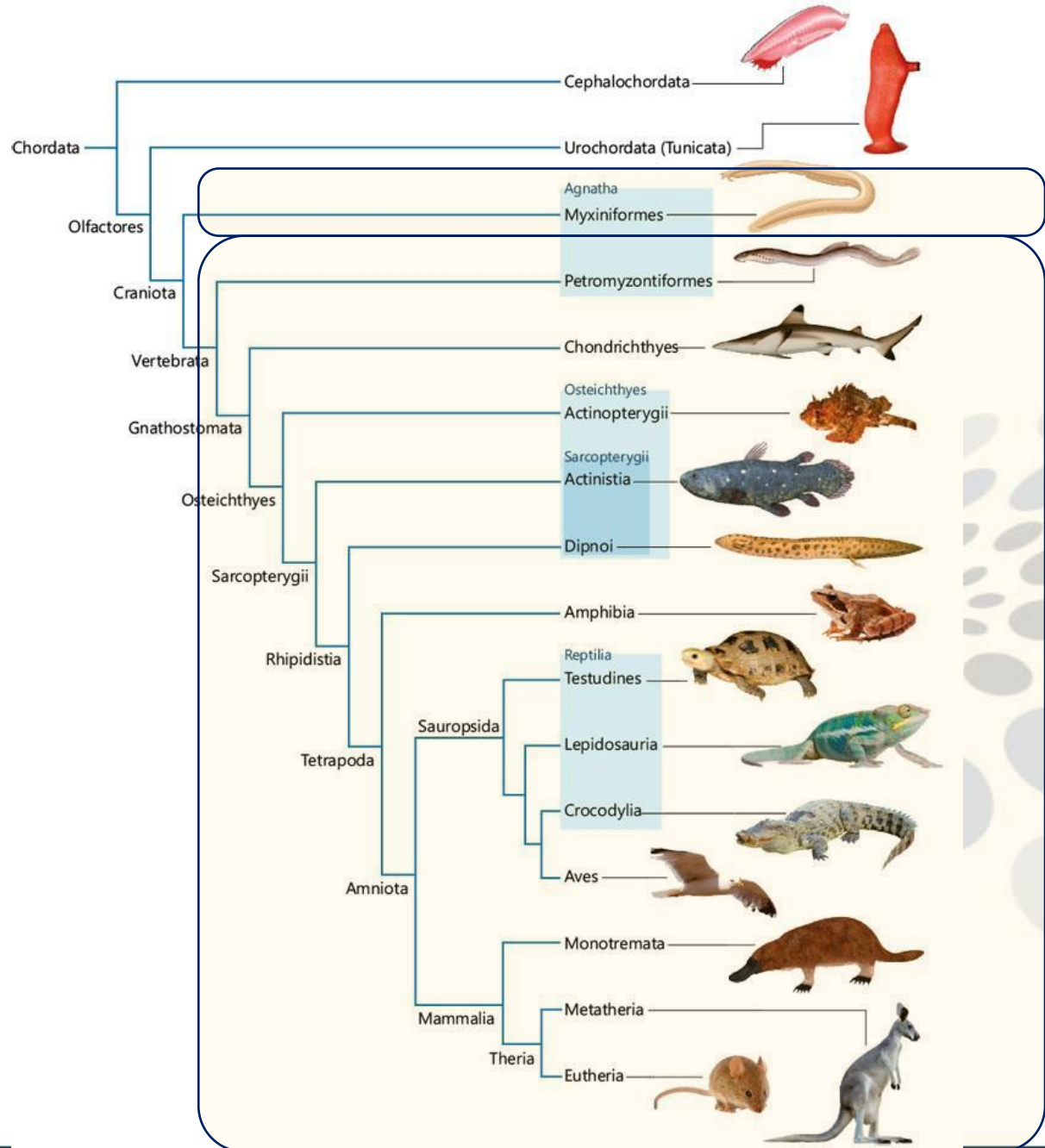


Evoluzione





I vertebrati sono animal:

- eumetazoi
- bilateri
- deuterostomi

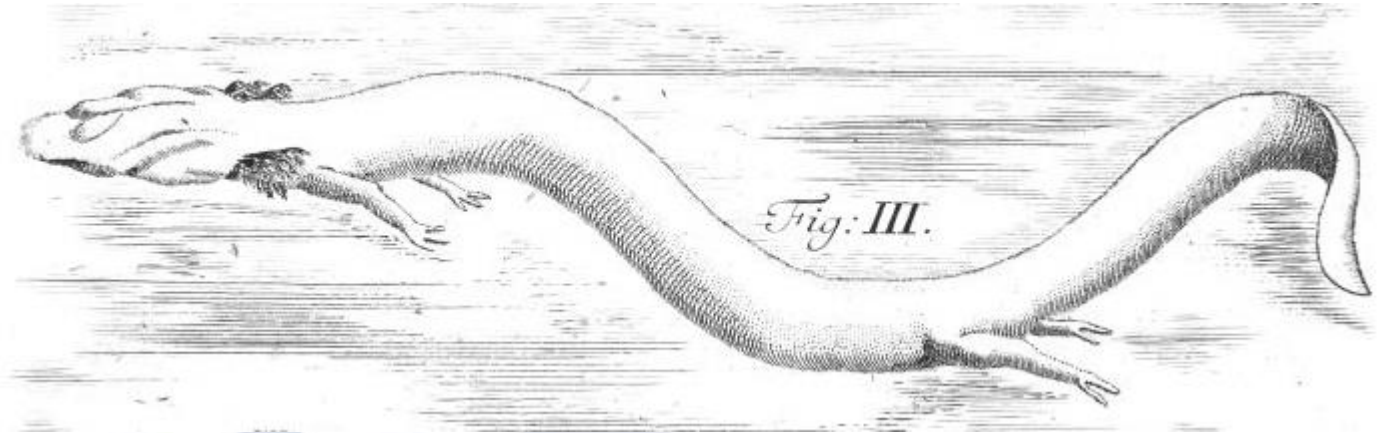
Le vostre domande:

- **Olotipo (= totale tipo)** - Esemplare unico, scelto dall'autore tra un campione, e rappresentativo della specie di nuova istituzione. Alcuni sono talmente preziosi da essere conservati in cassaforte.
- **Paratipo (= vicino tipo)** - Esemplare che fa parte del campione da cui il ricercatore ha scelto l'olotipo. Questo campione, viene detto serie tipo, deve avere numerosi esemplari per dare un'idea delle variazioni intraspecifiche.
- **Sintipo (= insieme tipo)** - Nel caso in cui l'autore non scelga un olotipo, ma consideri un gruppo di esemplari, ognuno di essi viene detto sintipo.
- ☐ **Lectotipo (= eletto tipo)** - Consiste in un esemplare che viene scelto dal gruppo dei sintipi per rappresentare l'olotipo.
- **Plesiotipo (= simile al tipo)** - È un esemplare che un altro autore ritiene opportuno presentare all'attenzione dei colleghi per completare la descrizione dell'olotipo che giudica manchevole.

Tethyshadros insularis



proteo (*Proteus anguinus* [LAURENTI](#)) è un [anfibia urodelo](#) appartenente alla [famiglia](#) dei [Proteidi](#), unica specie appartenente al genere ***Proteus***.



Schizzo del proteo dal manoscritto *Specimen Medicum, Exhibens Synopsin Reptilium Emendatam cum Experimentis circa Venena* (1768) di [Josephus Nicolaus Laurenti](#).

I vostri dubbi:



I vostri dubbi:

ANALOGIA



La postura di un petauro (*Petaurus breviceps*) permette una planata lunga durante un salto, come le samare degli aceri, frutti che sono trasportati dal vento attraverso movimenti elicoidali (immagini di Niccolò Caranti – MUSE; Franco Rossi – *Acta plantarum*).

I vostri dubbi:

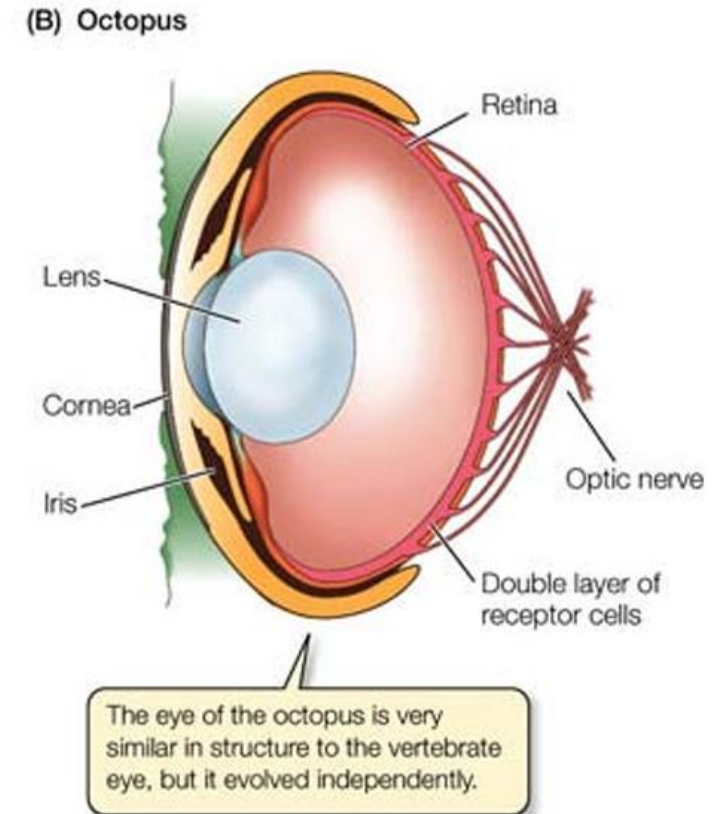
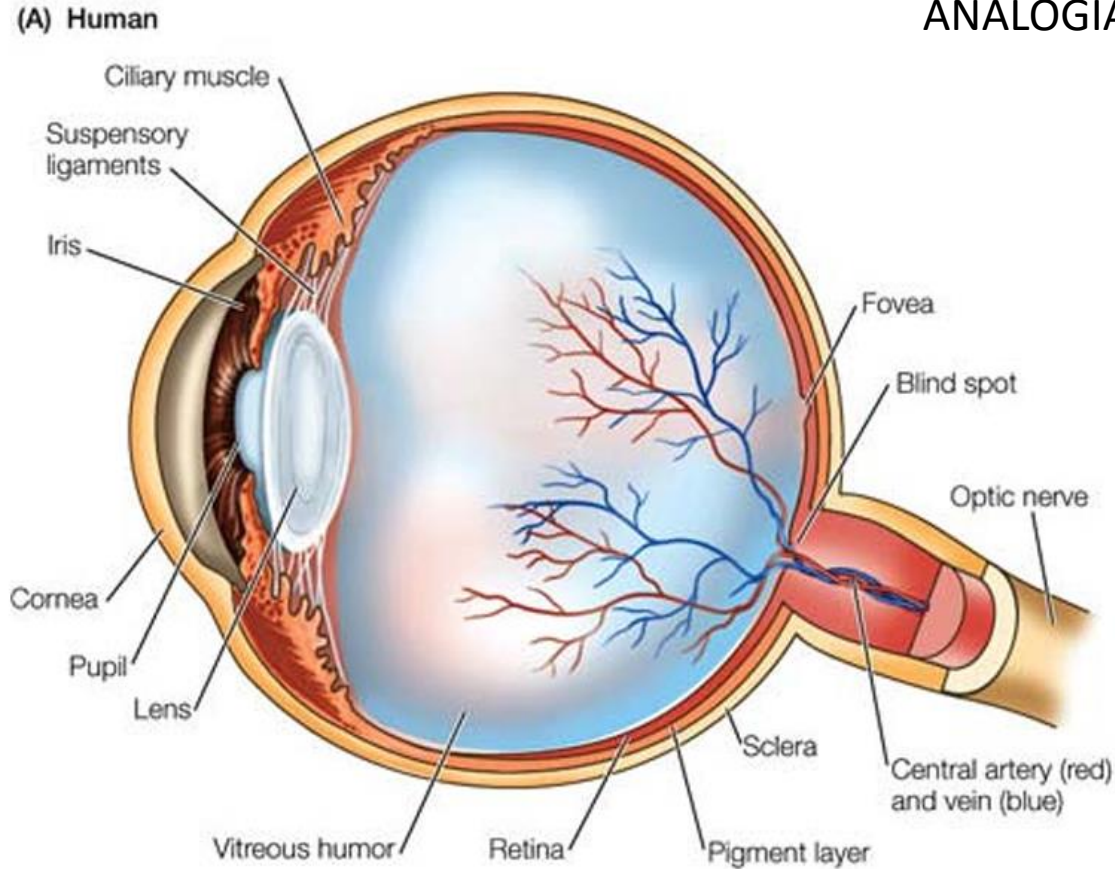
ANALOGIA



Le somiglianze estetiche tra i colibrì (uccelli della famiglia dei Tronchilidi) e la sfinge colibrì (lepidottero della specie *MacroGLOSSUM stellatarum*) sono molte: entrambi sfruttano le ali per avvicinarsi ai fiori e impollinarli.

I vostri dubbi:

ANALOGIA



il polpo e i vertebrati si sono evoluti in modo indipendente per oltre 750 milioni di anni; in altre parole, l'antenato comune nostro e del polpo è vissuto più di 750 milioni di anni fa (ed era, presumibilmente, un verme dotato di primitive macchie oculari) gli occhi del polpo e i nostri occhi sono dunque un esempio di evoluzione convergente, che ha portato a risultati molto simili attraverso percorsi evolutivi del tutto diversi.

Evoluzione



Le principali forze che guidano l'evoluzione:

- sono la mutazione,
- la selezione naturale,
- l'accoppiamento non casuale,
- la deriva genetica e
- la migrazione.

Le mutazioni possono occorrere a vari livelli, ma solo quelle che interessano le cellule riproduttive sono trasmesse alla progenie.

Le mutazioni dei geni regolatori possono alterare i tempi di regolazione nello sviluppo embrionale, provocando notevoli cambiamenti nei discendenti noti come eterocronia.

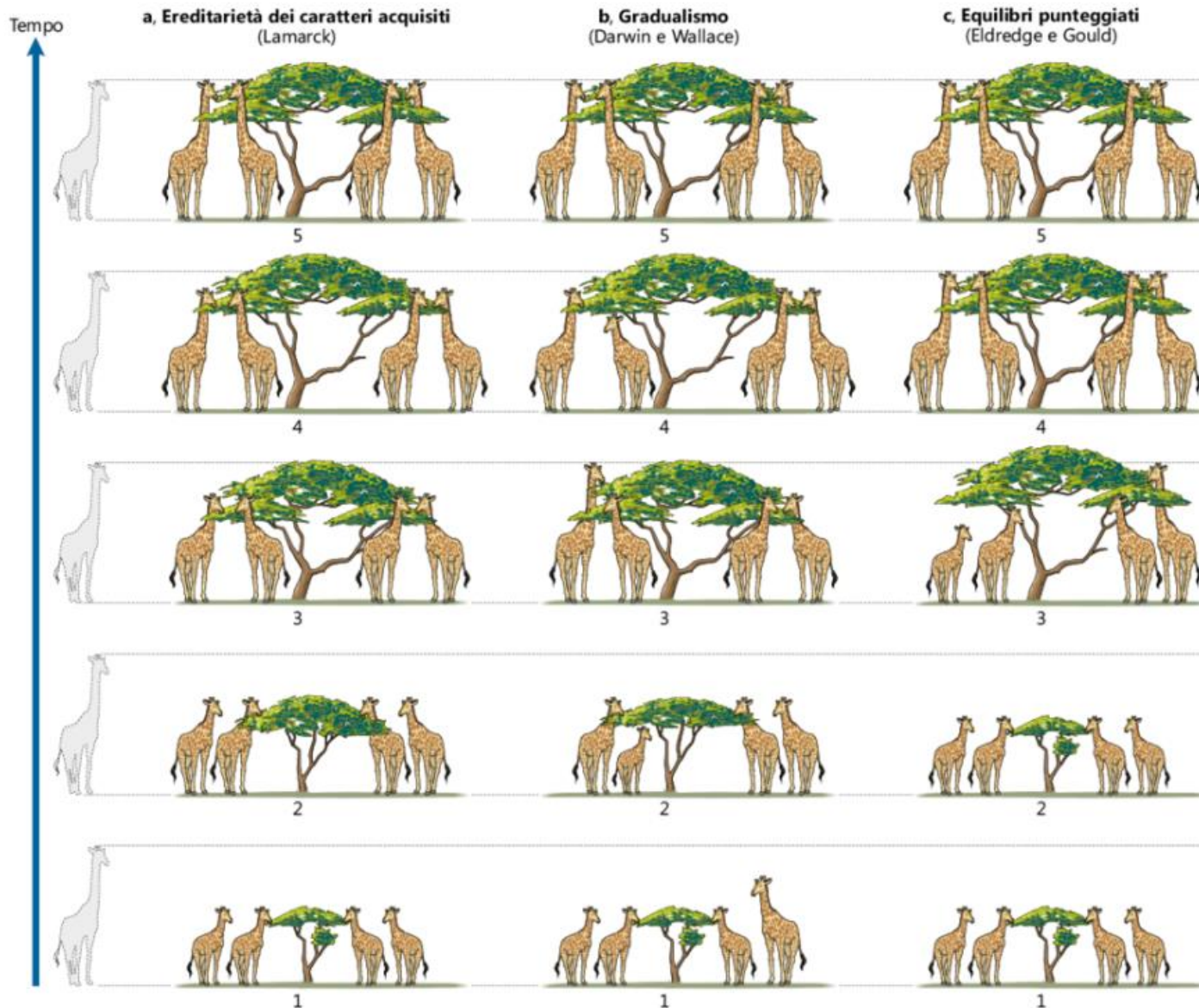
La selezione naturale opera modificando le frequenze dei caratteri secondo varie modalità, per cui si parla di selezione direzionale, diversificante o stabilizzante.

Teoria fissista

Per il fissismo le specie sono immutabili: le strutture sono fatte in un determinato modo e non si modificano, obbligando le specie a mantenere sempre le stesse abitudini e a frequentare gli stessi ambienti.

Per Cuvier né tra gli esseri viventi né nella documentazione fossile vi sono prove della transizione tra specie: le specie si estinguono non perché diventano altre specie, ma a causa di catastrofi naturali, come il biblico Diluvio Universale.

Come si spiega tale condivisione? Secondo Linneo, l'organizzazione gerarchica dei viventi rispecchia l'ordine del creato, cioè gli organismi si somigliano perché tale è la volontà divina.



Modelli di processi evolutivi. I numeri indicano generazioni successive.

a, I colli si allungano progressivamente a seguito degli sforzi degli animali di raggiungere le fronde e tale cambiamento viene ereditato.

b, Animali dotati di colli di lunghezza diversa compaiono per mutazione ereditabile e le progressive variazioni ambientali favoriscono la sopravvivenza e la riproduzione dei mutanti a collo più lungo.

c, Una repentina variazione ambientale favorisce, in tempi più brevi di b, la sopravvivenza dei mutanti a collo più lungo.

Contro questa visione del cambiamento costante, o gradualismo, si sono schierati i paleontologi Niles Eldredge e Stephen Jay Gould (1941-2002)

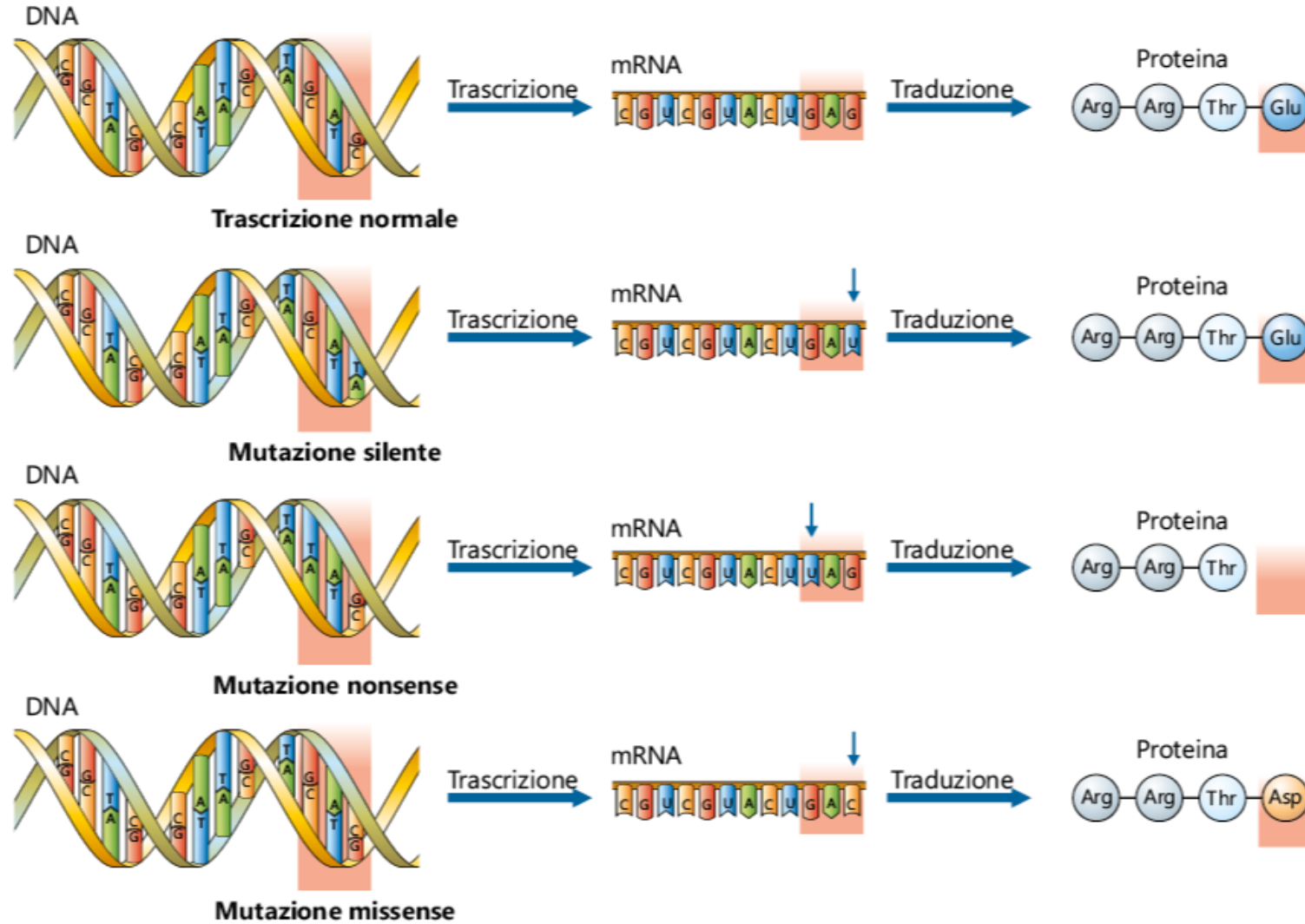
Ipotesi dell'evoluzione degli equilibri punteggiati o saltazionismo.

Se il cambiamento fosse un processo costante, i nuovi organismi dovrebbero apparire gradualmente, cioè le nuove strutture non dovrebbero comparire all'improvviso, ma in modo progressivo.

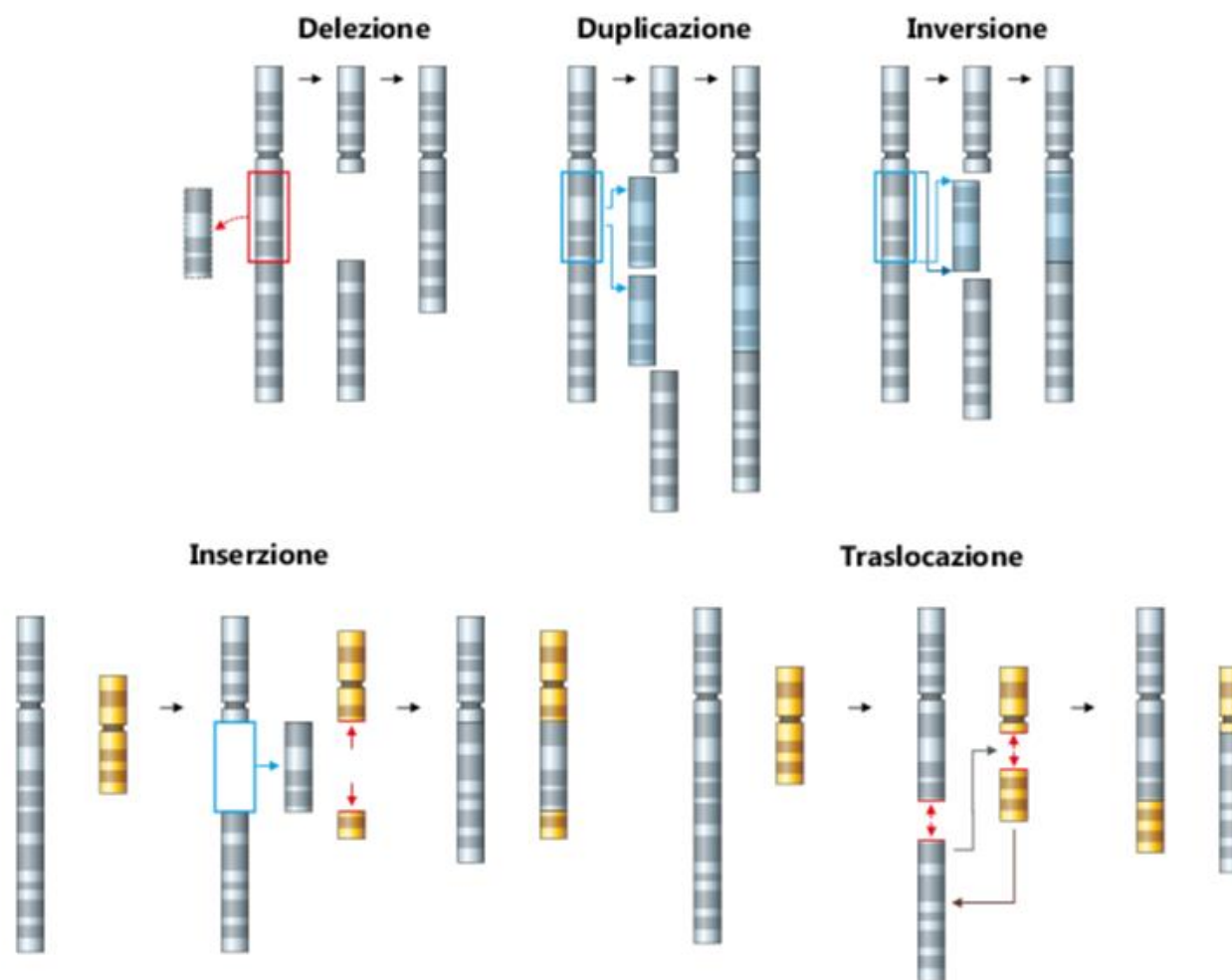
Di questo dovrebbe esserci prova nella documentazione fossile, ma quando la si considera, si vede che le nuove specie o i nuovi gruppi compaiono repentinamente, non gradualmente.

Da qui l'ipotesi che gli organismi non si modifichino gradualmente, ma rimangano sostanzialmente stabili (in equilibrio) per lunghi periodi, finché le condizioni ambientali non cambiano oltre un punto critico. A questo punto vi è un rapido accumulo di mutazioni cioè, l'equilibrio è interrotto, o punteggiato, dal cambiamento, che in tempi relativamente brevi porta alla comparsa di nuove specie.

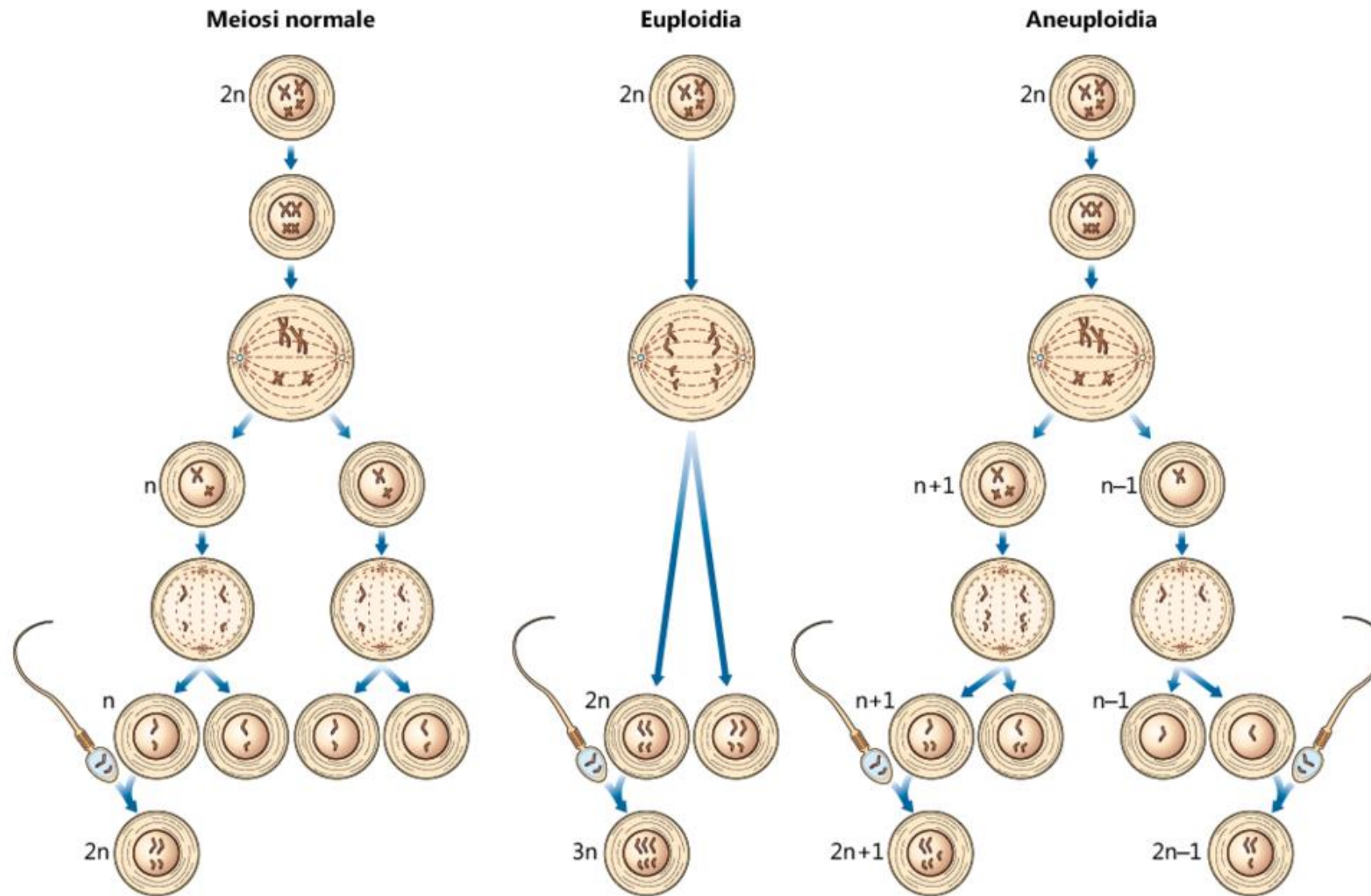
MUTAZIONI PUNTIFORMI

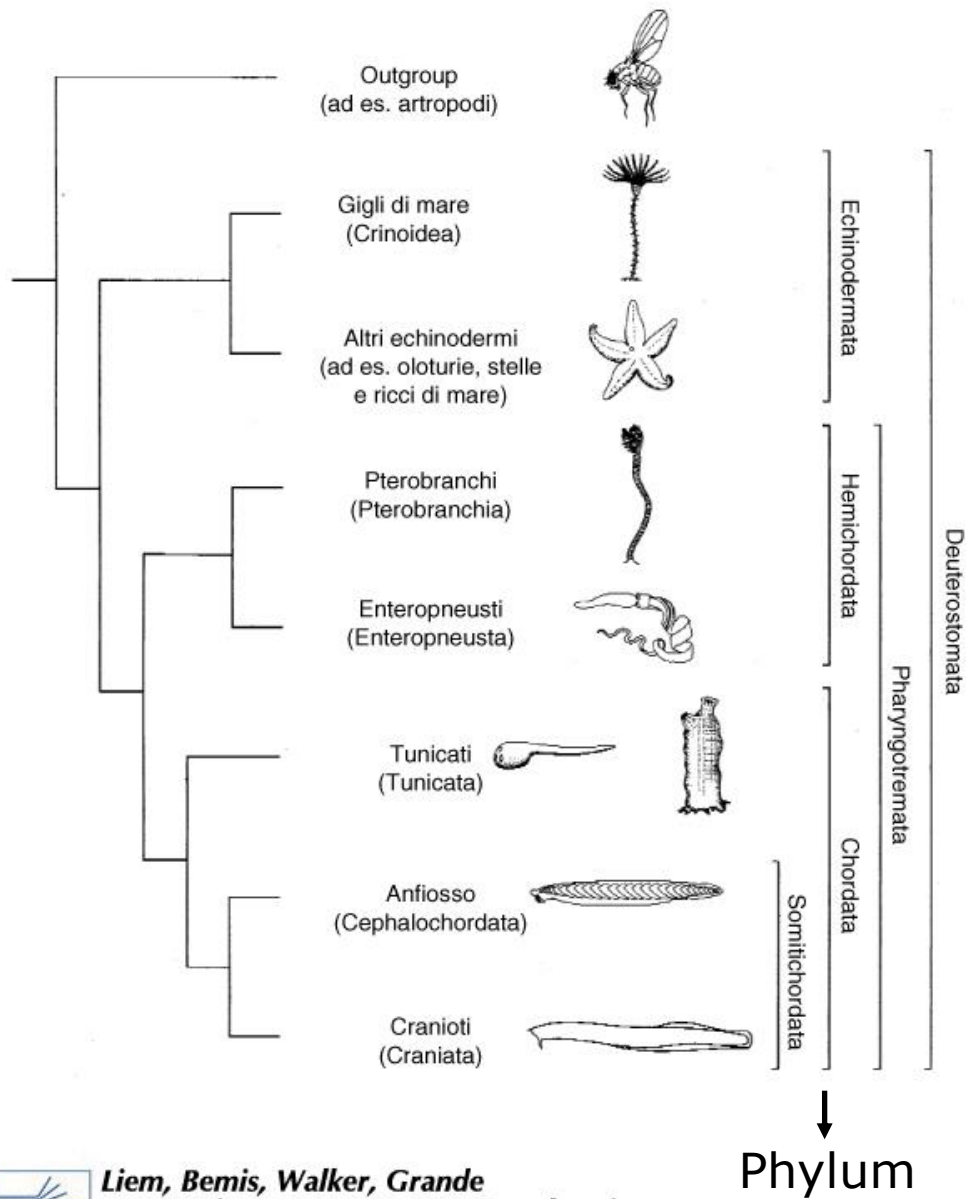


MUTAZIONI CROMOSOMICHE



MUTAZIONI CARIOTIPICHE





I cordati (Chordata)

FIGURA 2-1

Cladogramma che mostra i rapporti filogenetici dei maggiori gruppi di deuterostomi attuali. I caratteri che sostengono questa interpretazione sono discussi in questo capitolo ed elencati nel sommario del capitolo.

I cordati (Chordata)

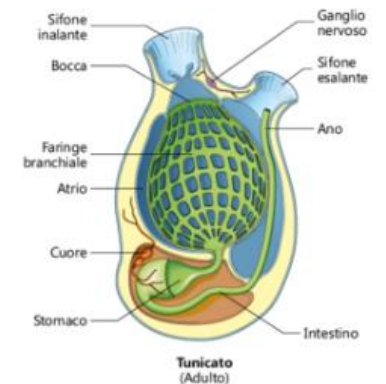
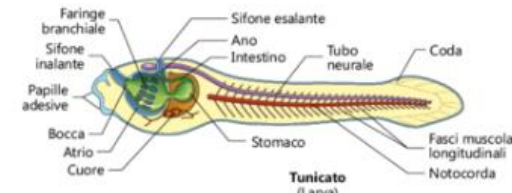
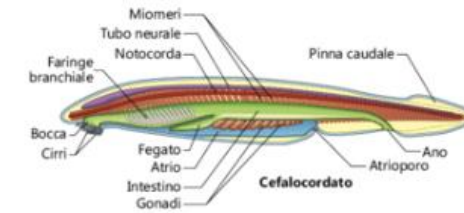
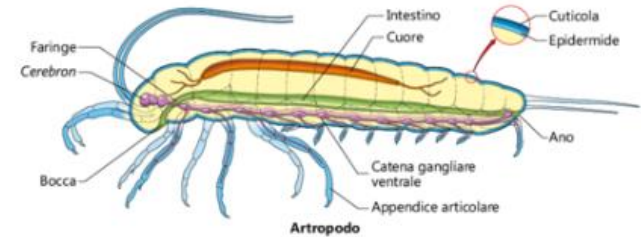
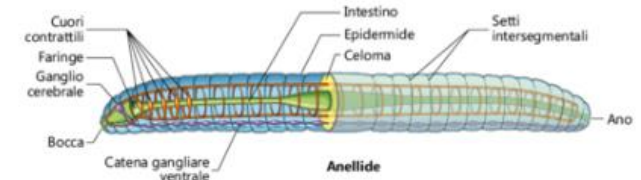
- notocorda, di una
- faringe con fessure faringee o branchiali
- tubo neurale
 - questi medesimi caratteri si ritrovano nei vertebrati ed è per tale motivo che essi sono inclusi in questo phylum, di cui costituiscono un subphylum.

Gli altri due subphyla dei cordati sono:

- i tunicati, noti comunemente come ascidie,
- cefalocordati, o anfiossi.

Va notato che il più importante carattere che definisce i vertebrati è la presenza di una colonna vertebrale, la quale tuttavia è assente in molte specie estinte e solo accennata in alcune viventi, come le missine.

Poiché questi organismi condividono con i vertebrati la presenza del cranio, si preferisce indicare il subphylum con il termine cranioti (Craniota) che include tanto i vertebrati quanto gli animali muniti di cranio ma non di colonna vertebrale estesamente sviluppata.



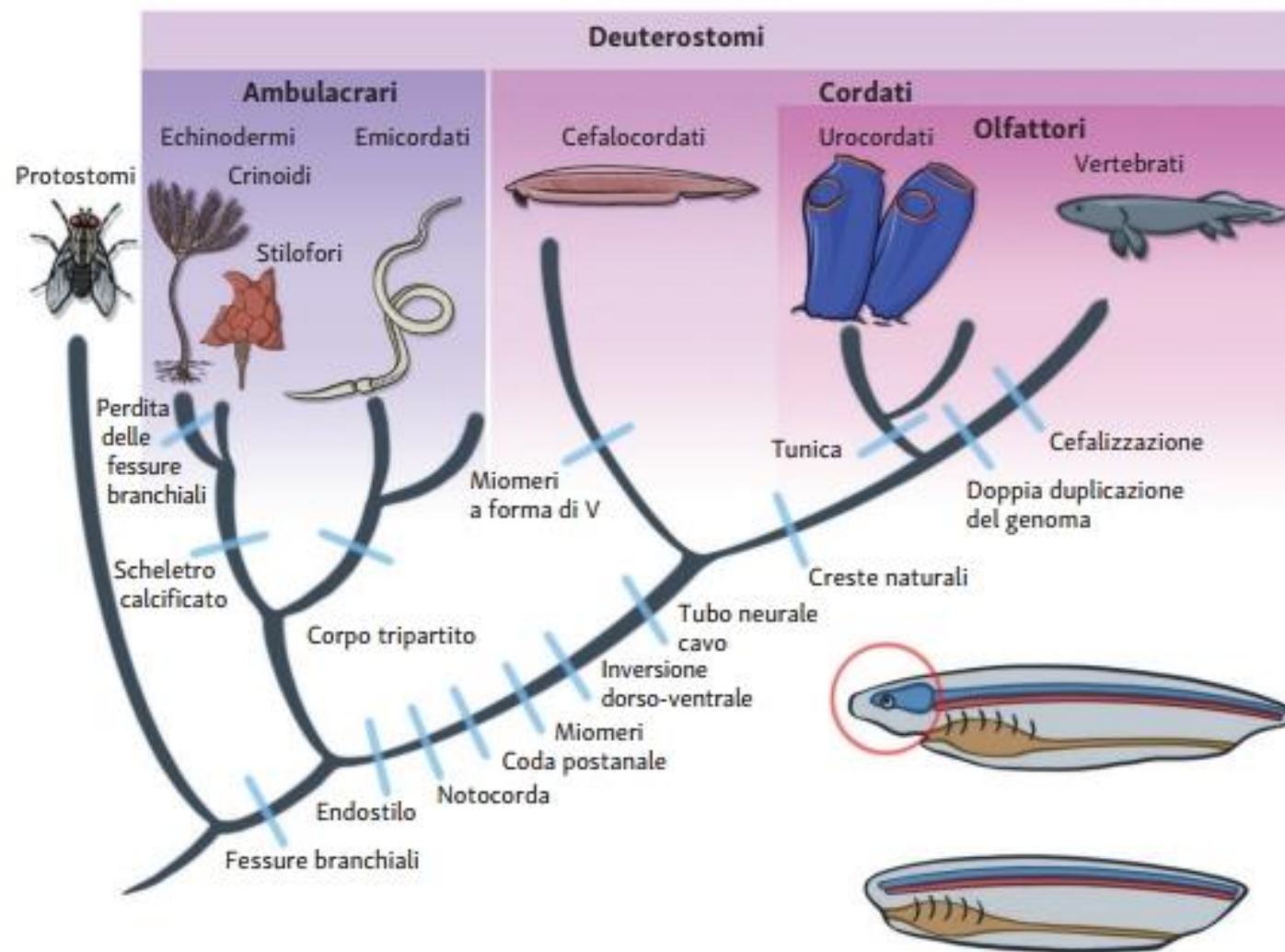
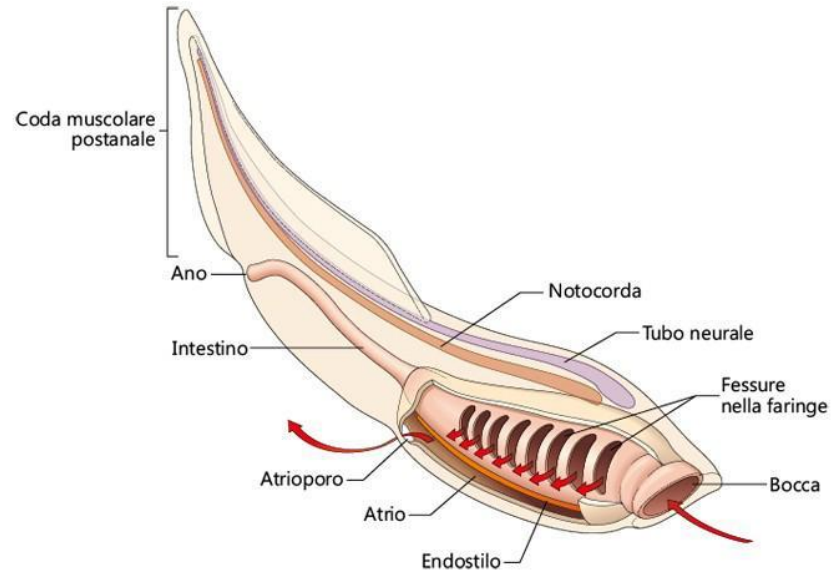


FIGURA 2.13

Schema semplificato delle relazioni filogenetiche all'interno dei Deuterostomi con l'indicazione delle principali sinapomorfie dei due cladi (gli Xenoturbellidi sono stati omessi). Cambiamenti nei geni regolatori dello sviluppo sono stati alla base della comparsa di importanti novità evolutive nei Vertebrati, fra le quali una regione cefalica altamente differenziata (cerchio rosso), assente nei Cordati primitivi.

Cordato generalizzato



© edi.ermes, milano

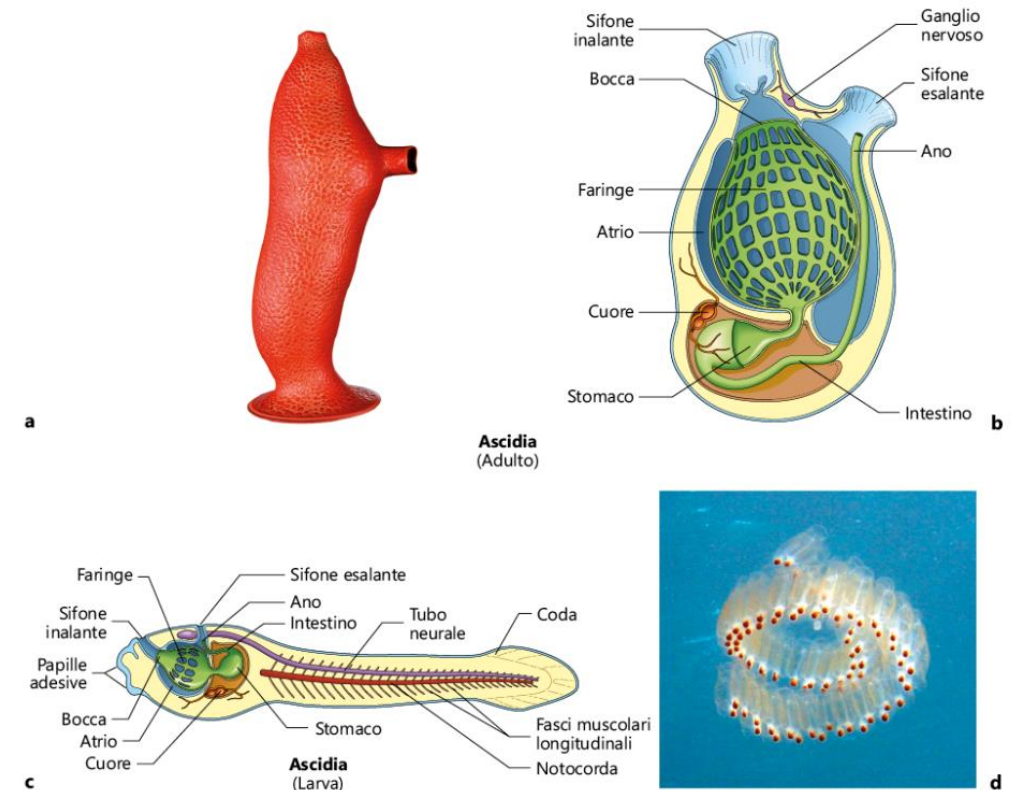
Edi.Ermes in concessione a
FIORELLA FLORIAN

- 5 sinapomorfie Cordati
1. Fessure branchiali
 2. Endostilo (gh. tiroide)
 3. Notocorda
 4. Cordone nervoso tubolare singolo e dorsale
 5. Larva con la coda

Principali caratteristiche anatomiche. La freccia indica il flusso di acqua che entra dalla bocca e, attraverso le fessure faringee, passa nell'atrio, da cui poi fuoriesce attraverso l'atrioporo.

Urocordati: caratteristiche

- Gli urocordati (Urochordata), la cui denominazione è legata all'estensione della notocorda nella sola regione della coda:
- tunicati (Tunicata) per via del loro rivestimento esterno, la tunica formata da proteine e carboidrati, simil-esoscheletro. filtratori marini con una struttura del corpo sacciforme,
- fornita di due aperture tubolari, note come sifoni inalante ed esalante.
- Il flusso di acqua utilizzato per la respirazione e l'alimentazione entra attraverso il sifone inalante ed esce, filtrato, attraverso il sifone esalante (Fig. 2.3).



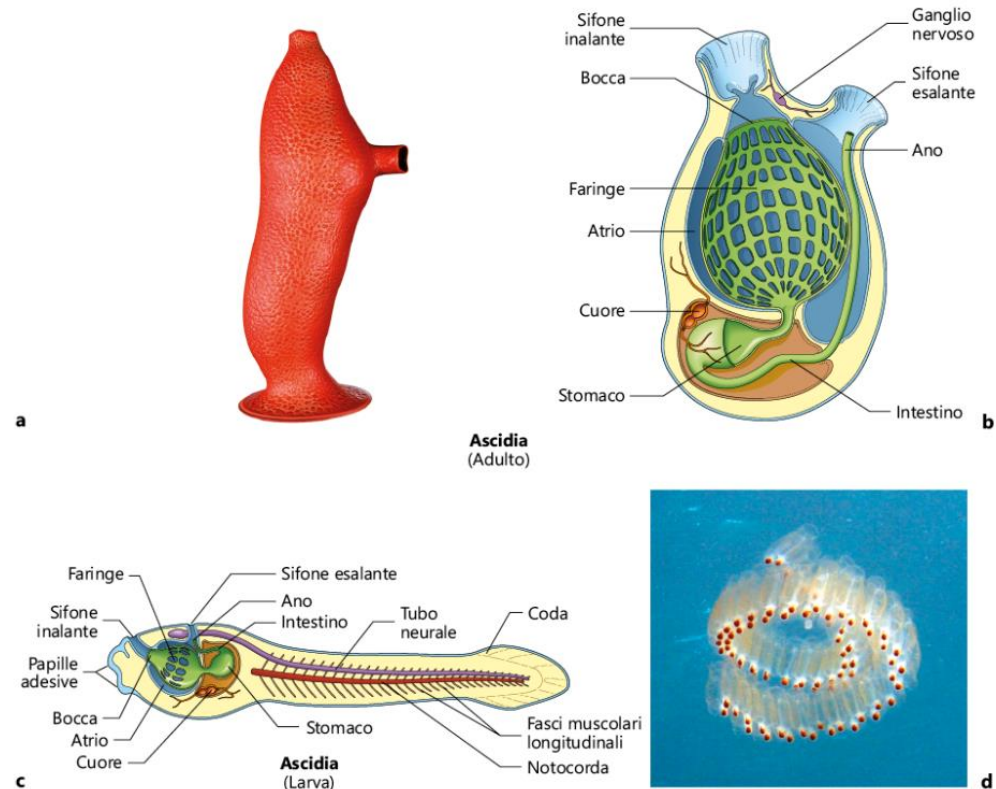
La più grande classe dei tunicati

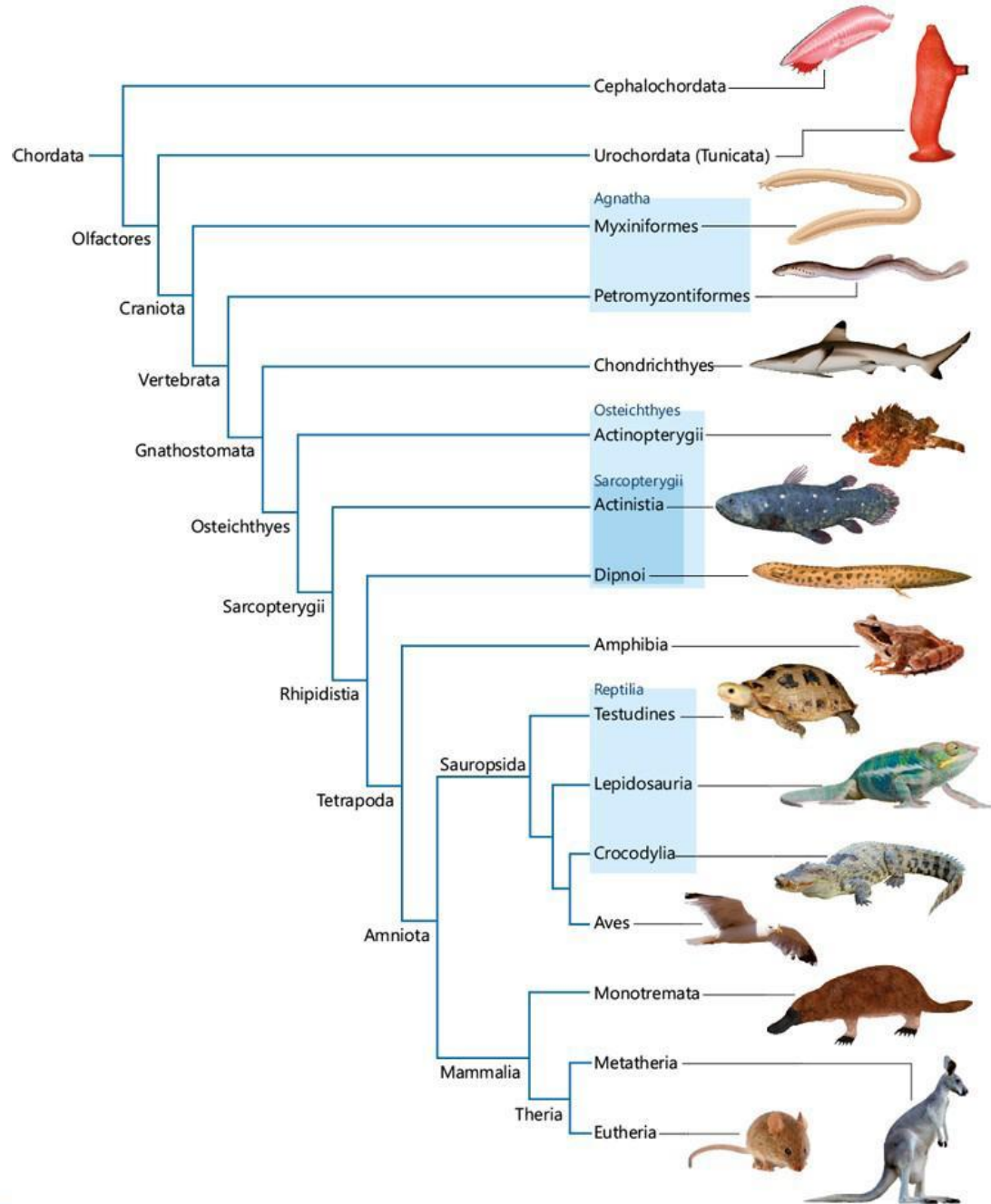
ascidiacei (Ascidiacea). I primi tunicati assomigliavano alle attuali ascidie e appaiono nella documentazione fossile già nel Cambriano. Sono animali sessili nella fase adulta, fissati in modo permanente alle rocce o ad altre superfici dure sul fondo del mare.

I taliacei (Thaliacea), l'altra classe principale di tunicate
specie natanti che possono essere:

Solitarie >> doliolidi (Doliolida),
Coloniali >> (Pyrosomatida), o
entrambe le condizioni >> Salpe (Sarpa salpa)

Sono tutti filtratori e utilizzano la tonaca mucosa faringea per catturare le prede.

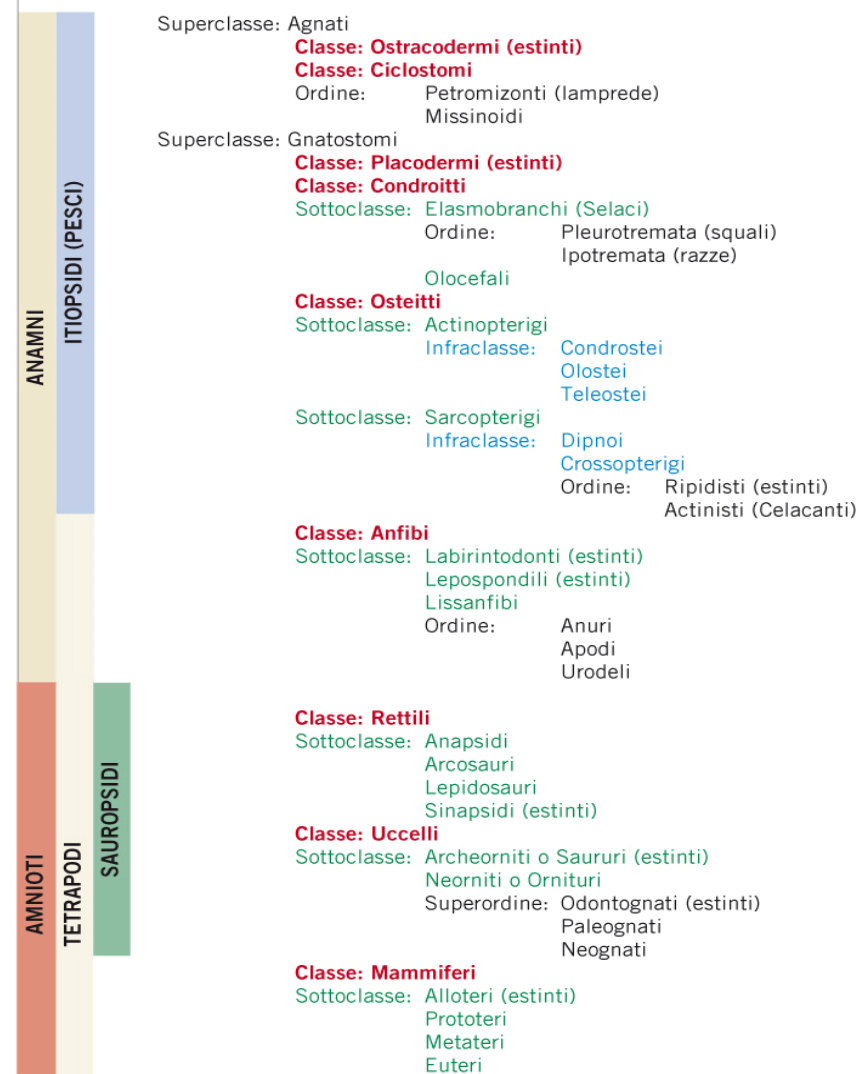




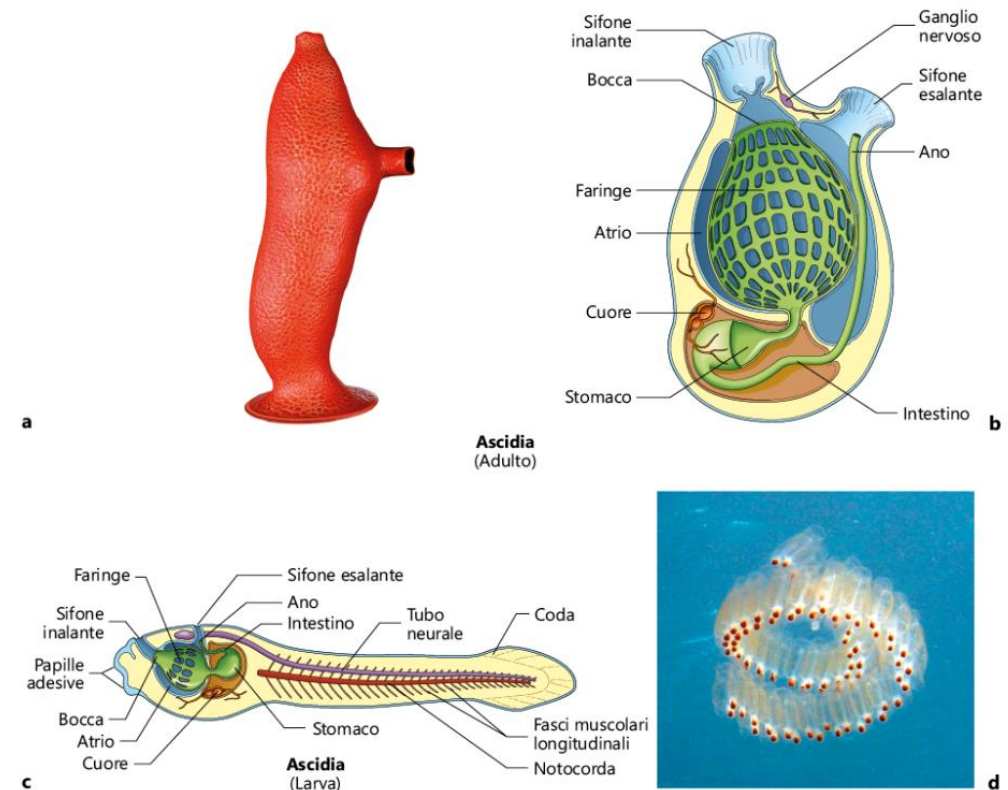
BOX 1.1

CLASSIFICAZIONE DEL SUBPHYLUM DEI VERTEBRATI

SUBPHYLUM: VERTEBRATI



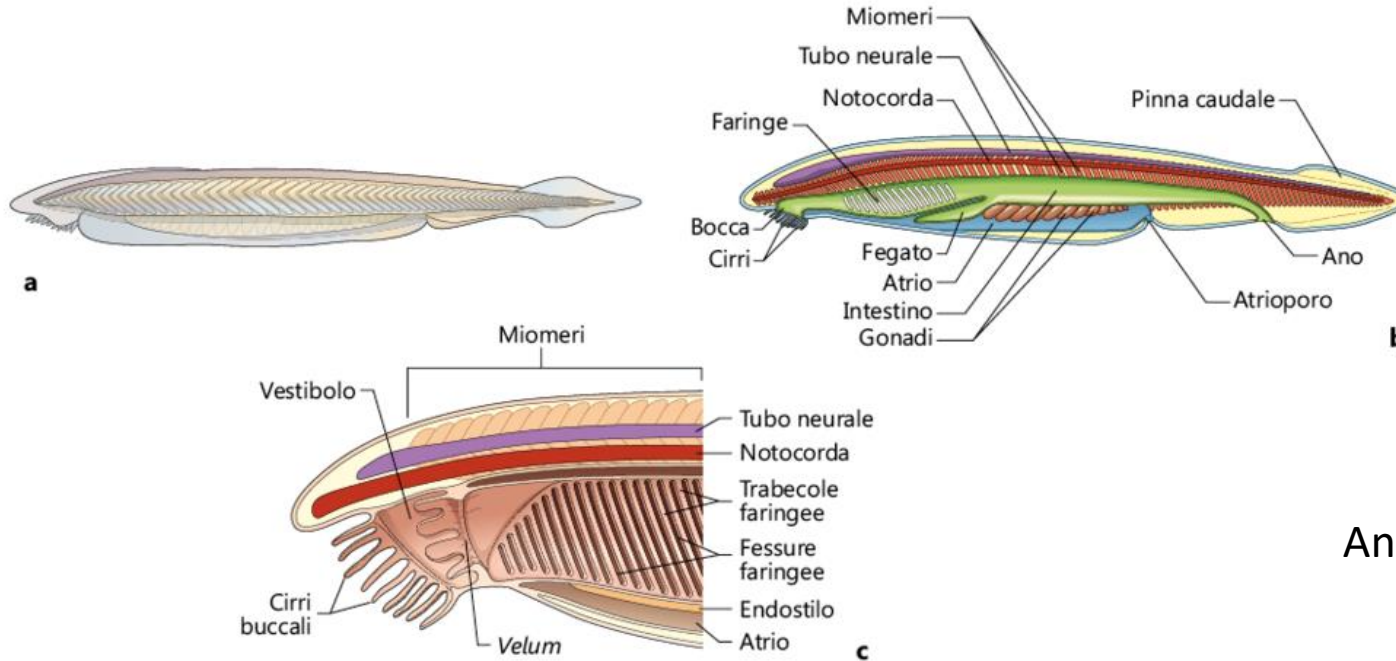
1. Le specie solitarie hanno i due sifoni alle estremità opposte del corpo, che è a forma di botte, e nuotano con la propulsione del getto di acqua che fuoriesce dal sifone esalante.
2. I pirosonidi, circa dieci specie che si trovano nei tropici, hanno un corpo trasparente e luminescente per la presenza di batteri simbiotici luminosi. La colonia, di forma cilindrica, è chiusa a un'estremità e aperta dall'altra. I sifoni inalanti sono rivolti all'esterno e i sifoni esalanti all'interno.
3. Una terza classe, quella dei larvacei (Larvacea o Appendicularia), è l'unico gruppo di tunicati, composto da circa 70 specie, che mantiene la notocorda allo stadio adulto. Hanno una lunghezza di circa un centimetro e una lunga coda posta perpendicolarmente rispetto al corpo. Secernono una rete mucosa esterna che, inglobando tutto il corpo, funge da guscio protettivo e contribuisce alla cattura di particelle planctoniche, grazie al flusso d'acqua creato dai movimenti della coda.
4. I membri della classe Sorberacea erano fino a poco tempo fa inclusi negli ascidiacei. Tuttavia, se ne differenziano in quanto non sono filtratori ma predatori di nematodi e piccoli crostacei



CEPHALOCHORDATA

Gli anfiossi sono a sessi separati; i gameti vengono liberati dall'atrio e la fecondazione è esterna.

muscolatura dell'anfiosso è metamerica

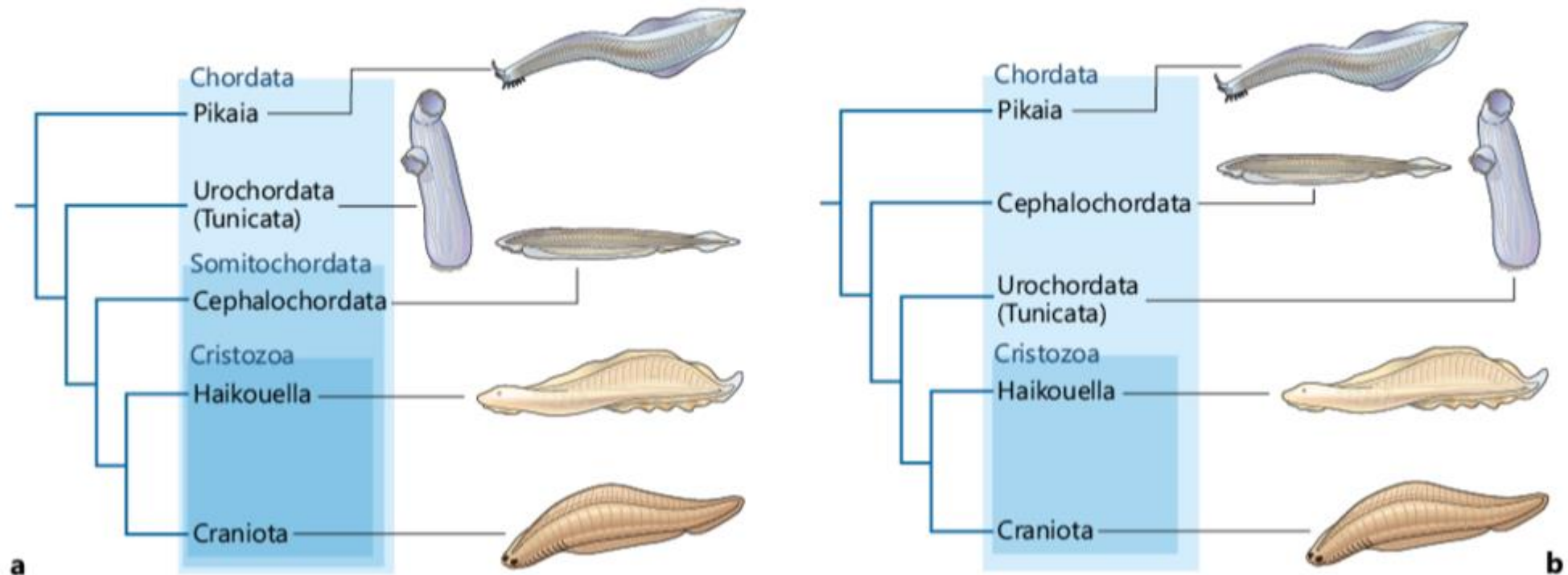


Anatomia dell'Anfiosso (*Branchiostoma*)

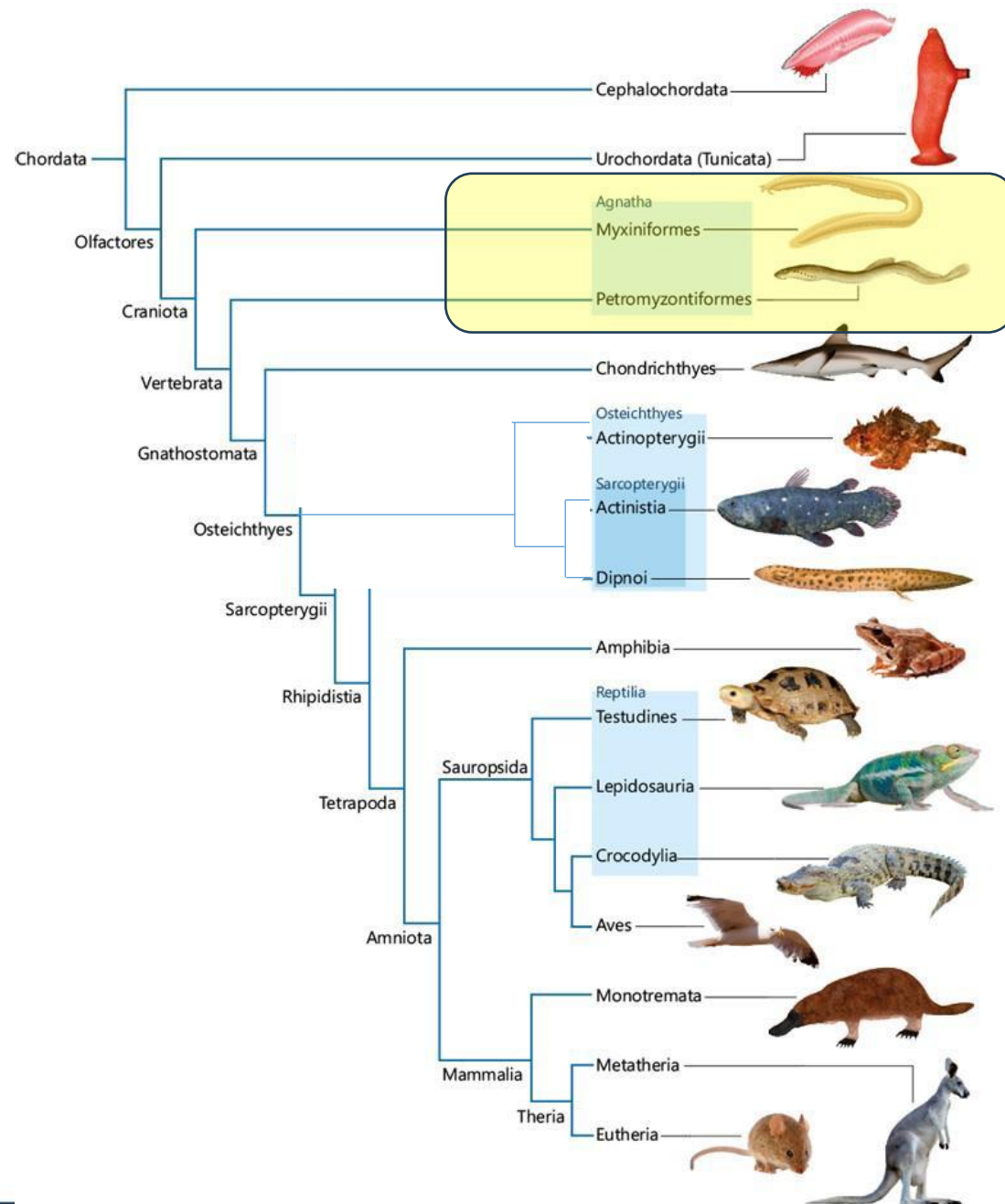
I cefalocordati (Cephalochordata) includono circa 30 specie di piccoli animali marini, normalmente accomunati sotto il nome di anfiosso, con corpo allungato e notocorda che si estende dalla testa alla coda e che persiste per tutta la vita (Fig. 2.4).

Vivono parzialmente infossati nella sabbia, con la coda rivolta verso il basso, e si alimentano per filtrazione.

Ipotesi filogenetiche alternative dei cordati. a, Ipotesi classica: i cefalocordati sono il taxon di cordati viventi più affine ai cranioti. La presenza in entrambi i gruppi di somiti che danno origine alla muscolatura assiale metamerica ha spinto a raggrupparli nei cosiddetti Somitochordata. b, Gli urocordati sono il gruppo di cordati viventi più affine ai cranioti e i cefalocordati sono comparsi prima.



Albero filogenetico dei vertebrati viventi



I Ciclostomi sono vertebrati privi di mascelle e di pinne pari.

Ogni sottogruppo di cranioti presenta caratteri derivati comuni o **sinapomorfie**

In azzurro sono riportati alcuni gruppi parafiletici della sistematica tradizionale.

Per quanto riguarda gli agnati, essi sono sicuramente parafiletici se si considerano le forme estinte, come gli ostracodermi e i conodonti, mentre secondo recenti ricerche i ciclostomi (Myxiniiformes e Petromyzontiformes), qui riportati come un assemblaggio parafiletico, sono in realtà un gruppo monofiletico.

I rettili, con l'esclusione degli uccelli, sono sicuramente parafiletici.

Gli osteitti e i sarcopterigi sono ancora riconosciuti se in essi si includono i tetrapodi.

AGNATI

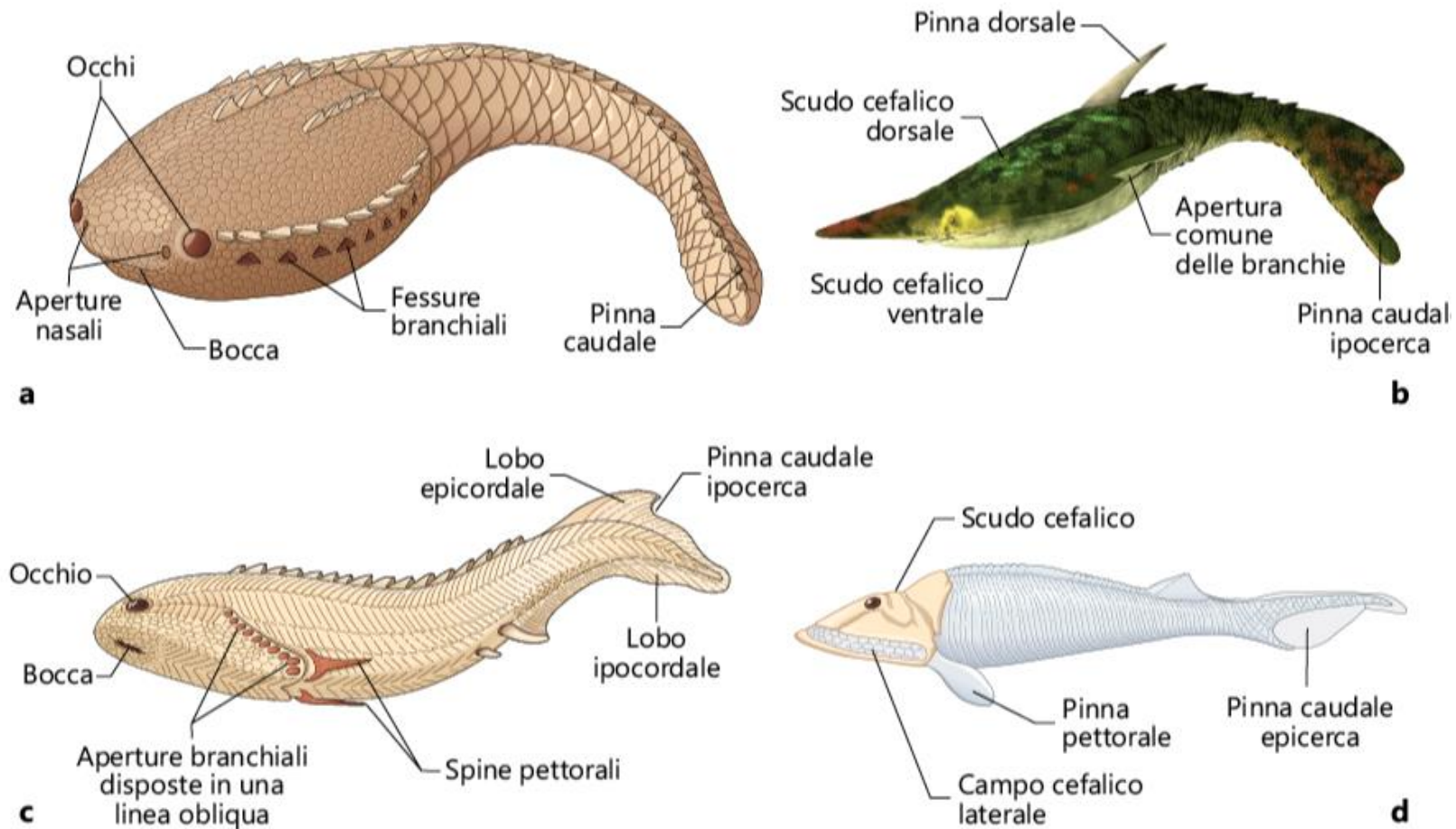
cranioti privi di una cerniera buccale.

I primi agnati erano ostracodermi,

caratterizzati da osso dermico che ricopriva quasi interamente il corpo.

Le uniche due linee attuali di agnati, le lamprede e le missine, sono invece prive di qualsiasi tipo di ossificazione.

Tra gli ostracodermi spiccano gli osteostraci, considerati il sister group degli gnatostomi.



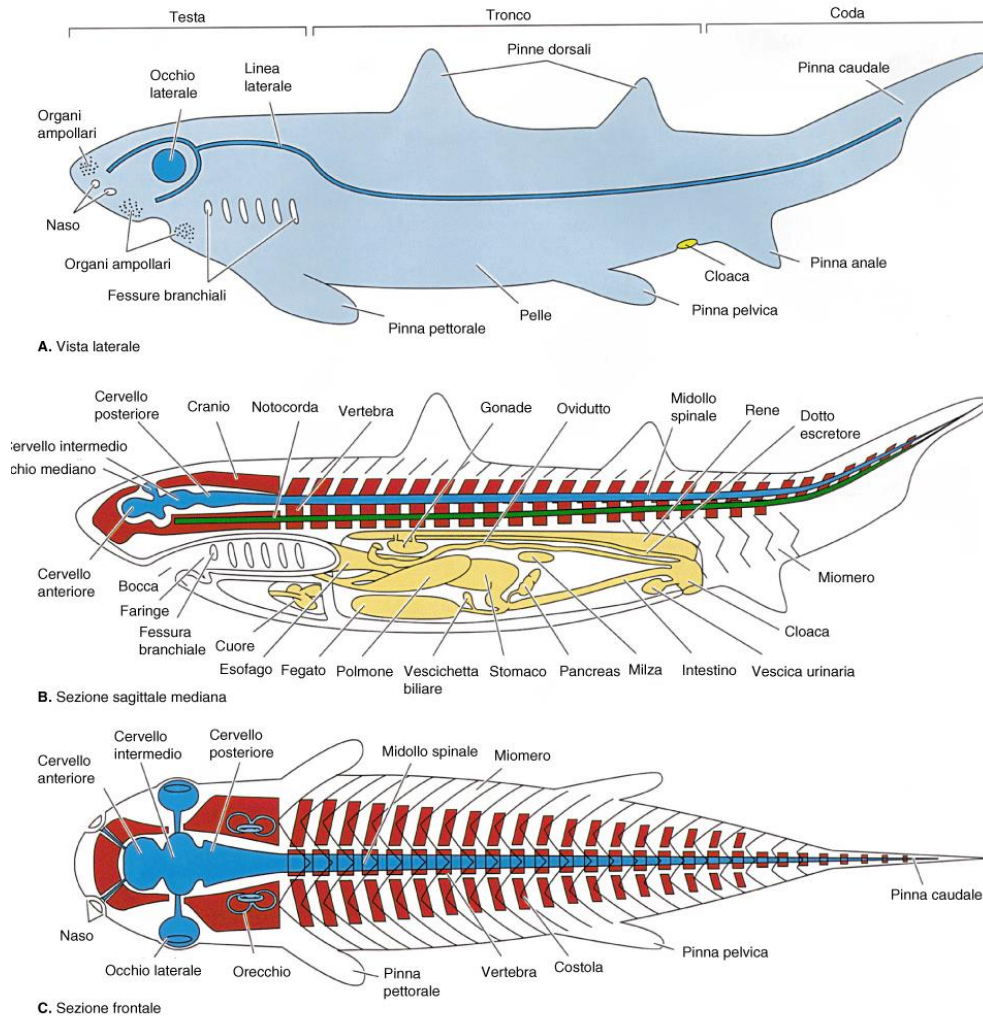


FIGURA 2-11

Diagramma dei maggiori sistemi organici dei cranioti, basato su di uno gnatostomo. A, Vista laterale. B, Sezione sagittale mediana. C, Sezione frontale. Molte strutture sono molto semplificate, e alcune (per esempio, la maggior parte dei nervi cranici) non sono indicate.

Negli gnatostomi avviene una profonda trasformazione:

dello splancnocranio e, in particolare, in corrispondenza dell'apertura della bocca, si afferma l'arco orale, provvisto di mascella e mandibola articolate.

Tra le altre novità presenti negli gnatostomi è da ricordare la presenza di:

pinne pari, pettorali e pelviche, che si connettono al corpo attraverso la cintura pettorale e la cintura pelvica, rispettivamente.

I più antichi pesci gnatostomi sono i placodermi e gli acantodi le cui relazioni filogenetiche con le altre linee di gnatostomi sono incerte.

OSTRACODERMI: DIVERSIFICAZIONE DEGLI AGNATI

Durante l'Ordoviciano, il Siluriano e il primo Devoniano inferiore, la maggior parte dei vertebrati agnati era caratterizzata da osso dermico che ricopriva quasi interamente il corpo

Da questa caratteristica deriva il nome ostracodermi

A oggi, sono rimasti solamente due linee di agnati:

- i petromizontiformi (lamprede)
- i missiniformi (missine).

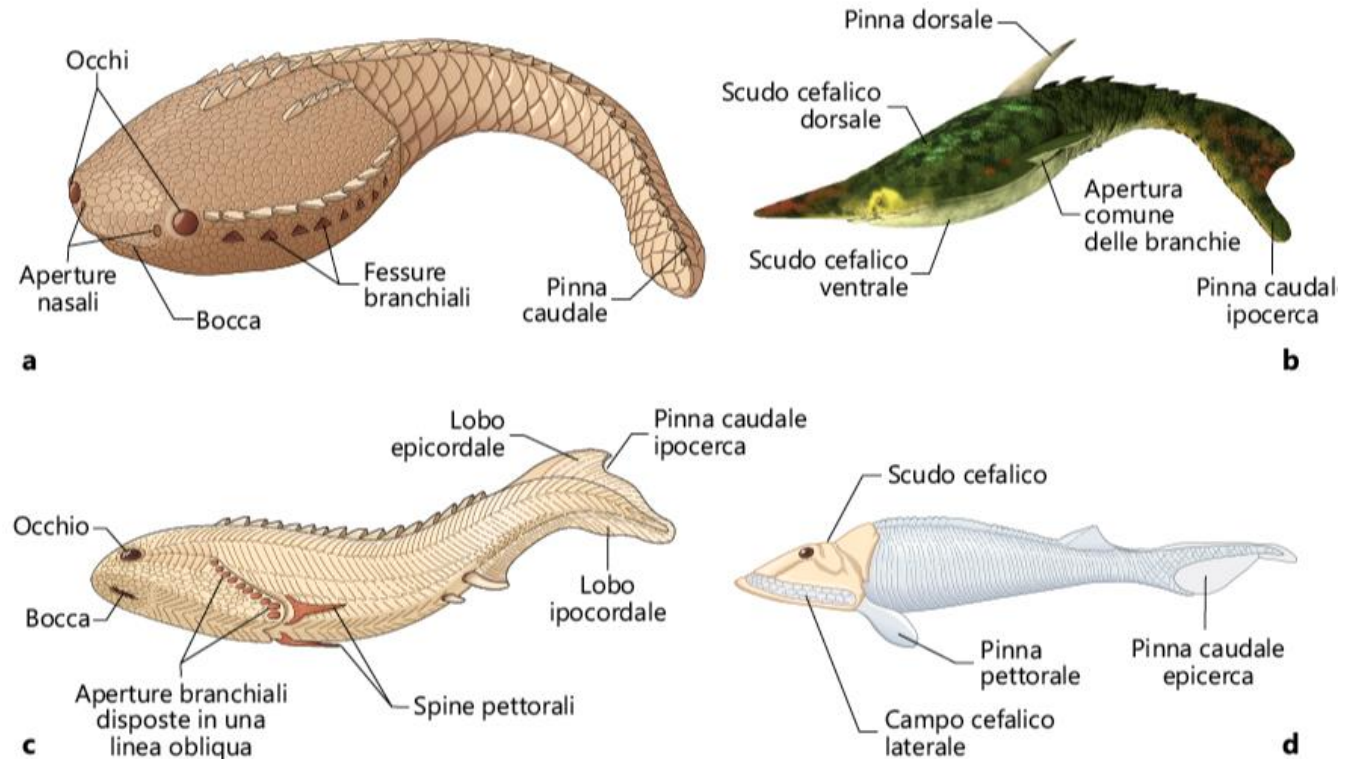
Esempi di ostracodermi (agnati) con indicazione delle principali caratteristiche della morfologia esterna.

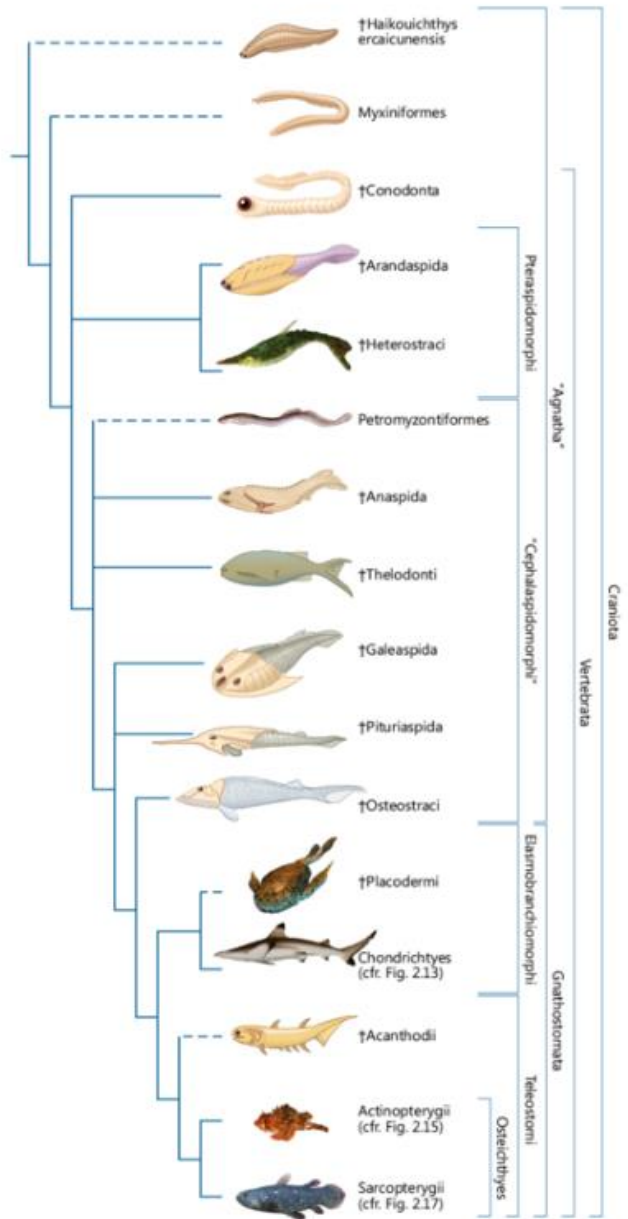
a, *Astraspis* (classe: *Astraspida*).

b, *Pteraspide*, *Pteraspis* (classe: *Heterostraci*).

c, *Pterolepis* (ordine: *Anaspida*).

d, *Hemicyclaspis* (ordine: *Osteostraci*).





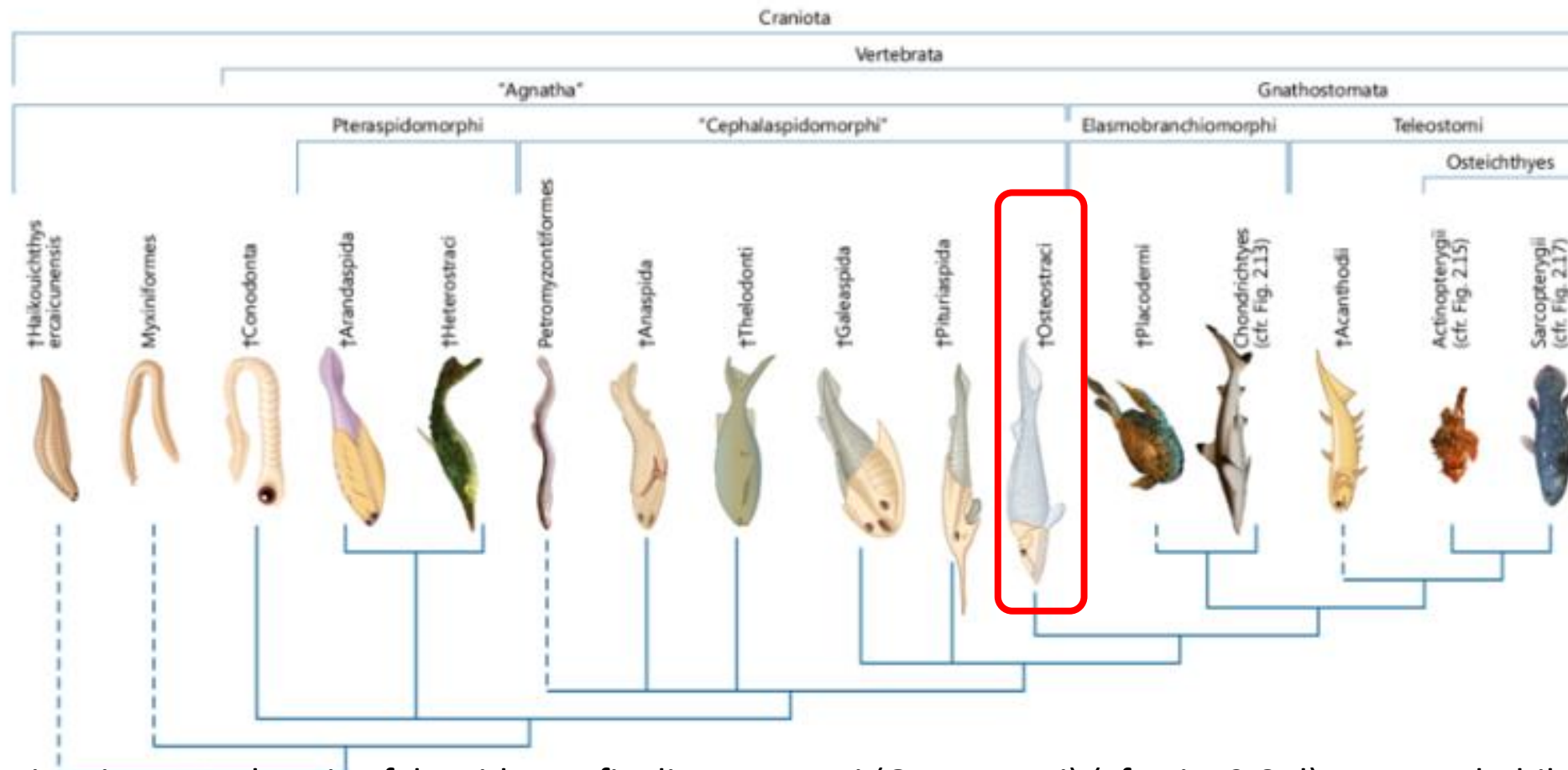
AGNATI

Durante l'Ordoviciano, il Siluriano e il primo Devoniano inferiore, la maggior parte dei vertebrati agnati era caratterizzata da osso dermico che ricopriva quasi interamente il corpo. Da questa caratteristica deriva il nome ostracodermi (Fig. 2.8).

Pteraspidomorfi

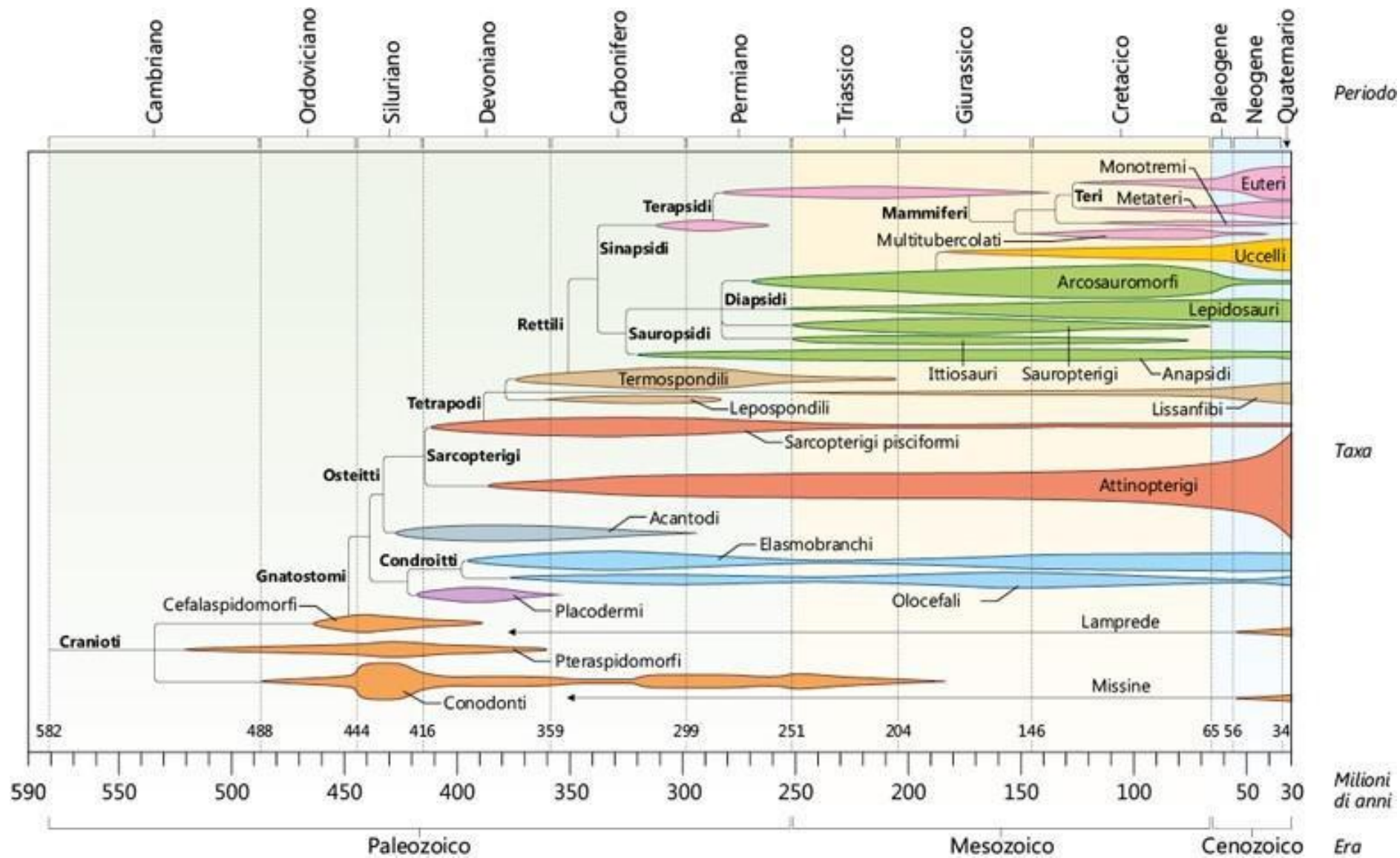
I più antichi ostracodermi sono gli pteraspidomorfi (Pteraspidomorphi) che si distinguevano per un esoscheletro composto da numerose piastre ossee, generalmente con uno scudo dorsale e uno ventrale, piastre branchiali e un certo numero di piastre più piccole intorno alla bocca e agli occhi. Erano inoltre caratterizzati da due aperture nasali.

L'ossificazione del derma era principalmente costituita da osso acellulare, detto aspidina, che si pensa sia la condizione primitiva del tessuto osseo dei vertebrati.



Tra i vari ostracodermi cefalaspidomorfi, gli osteostraci (Osteostraci) (cfr. Fig. 2.8 d) sono probabilmente il gruppo che merita più di altri di essere ricordato. Essi, infatti, sono i cefalaspidomorfi più affini agli gnatostomi di cui sono considerati il sister group. Condividono con gli gnatostomi alcuni caratteri, quali la presenza, per la prima volta nei vertebrati, di osso cellulare e di un paio di pinne pettorali fornite di

Le forme più antiche tra gli pteraspidomorfi erano gli arandaspidi (Arandaspida), gli astraspidi (Astraspida) (cfr. Fig. 2.8 a) e gli eriptichidi (Eriptychiida). Queste linee primitive sono state poi sostituite, all'inizio del Siluriano, dagli eterostraci (Heterostraci) (cfr. Fig. 2.8 b). Più moderni sono invece i cefalaspidomorfi (Cephalaspidomorphi),



Stratigrafia e filogenesi dei principali gruppi di Vertebrati. La larghezza delle linee filetiche indica l'abbondanza dei generi nel periodo

SARCOPTERYGII

ACTINOPTERYGII

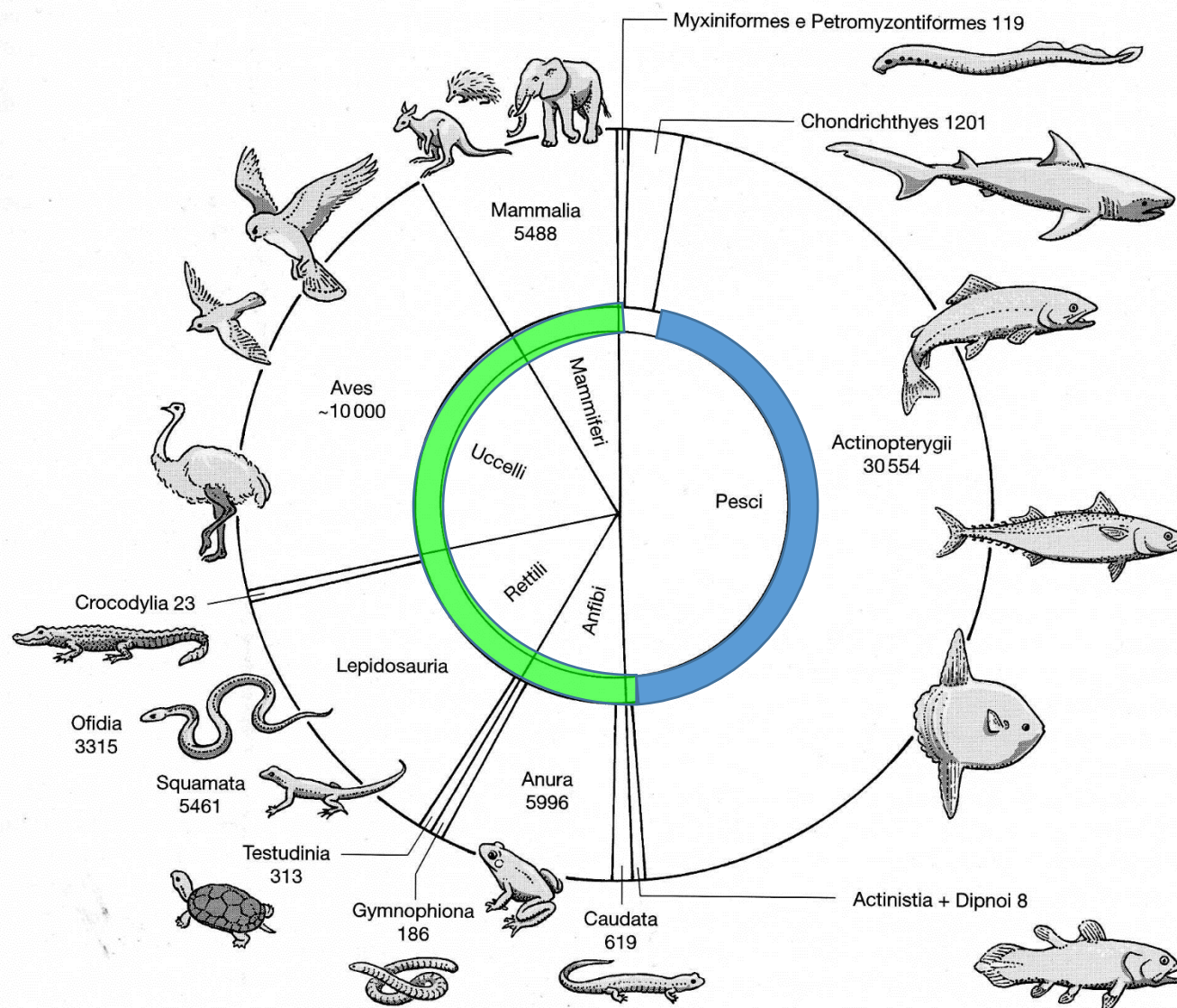
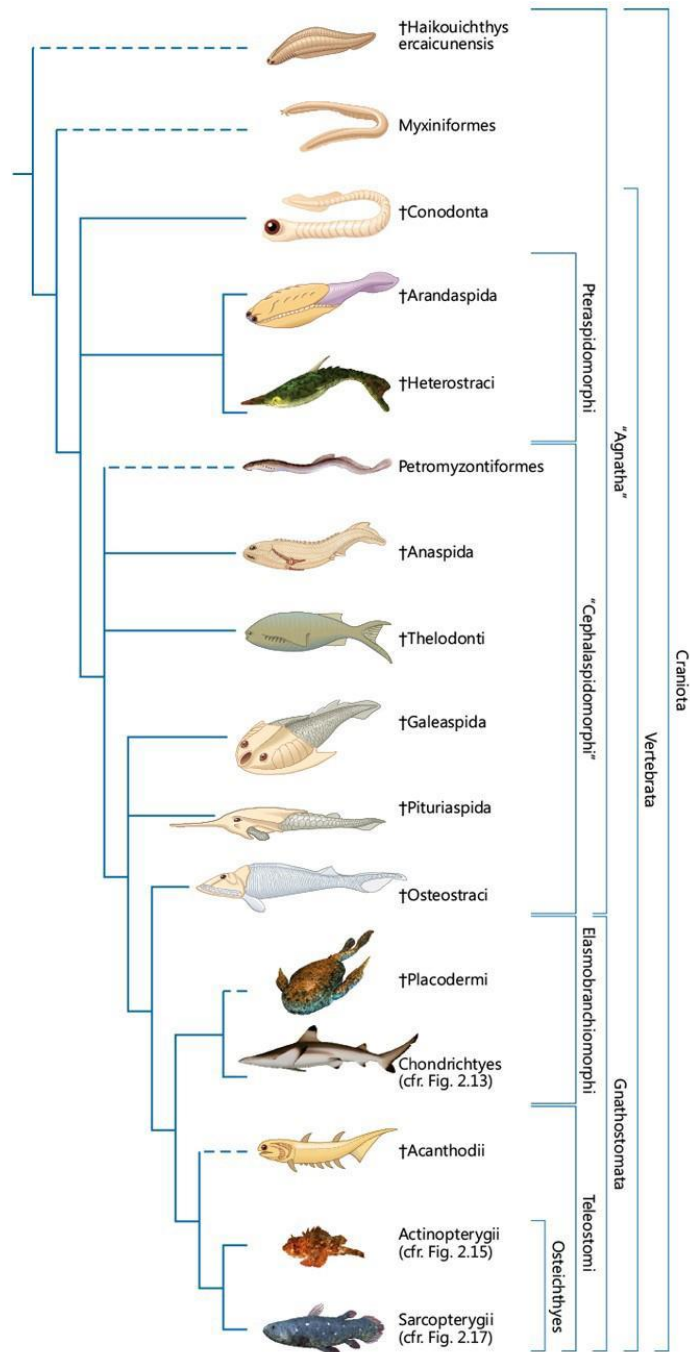


Figura 1.1

Diversità dei vertebrati. Le aree nel diagramma corrispondono (sono proporzionali) al numero approssimativo di specie viventi in ogni gruppo. (Queste sono solo stime; il numero cambia di frequente, dal momento che vengono descritte di continuo nuove specie.) I nomi comuni si trovano nel cerchio interno, i nomi scientifici in quello esterno. Le due linee filetiche principali di vertebrati ancora esistenti sono gli Actinopterygii (pesci a pinne raggiate) e i Sarcopterygii (pesci a pinne lobate), ciascuna delle quali comprende più di 30 000 specie ancora esistenti. (I Sarcopterygii comprendono le linee Actinistia, Dipnoi, Caudata, Anura, Gymnophiona, Testudinia, Lepidosauria, Crocodylia, Aves e Mammalia.)



Sinapomorfie craniata:

- cranio
- Creste neurali
- Placodi neurogenici (organi di senso)
- Nervi cranici
- muscolarizzazione parete intestinale
- branchie respiratorie
- cuore
- emoglobina

Le linee tratteggiate indicano i rami di incerta posizione filogenetica; i nomi tra virgolette indicano gruppi parafiletici.

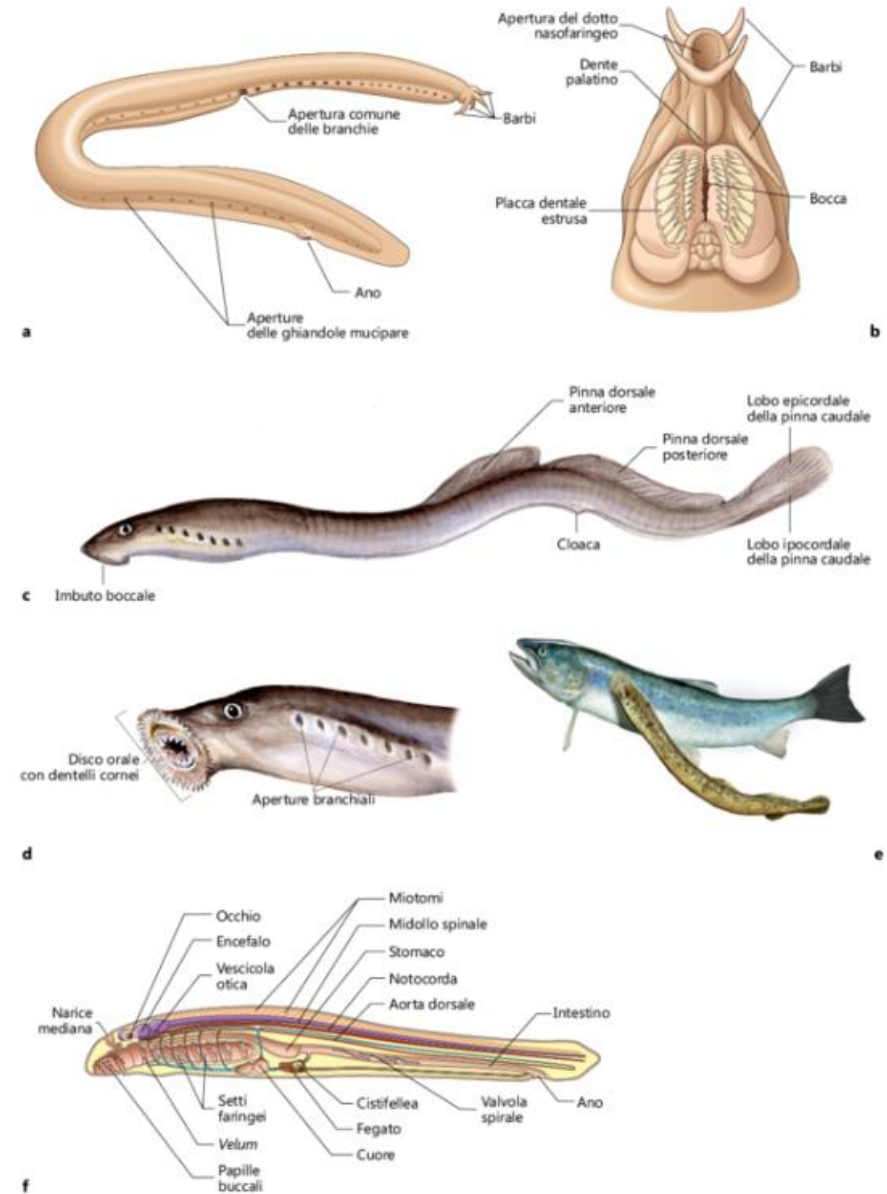
Missiniformi (o missine)
e petromizontiformi (o lamprede).

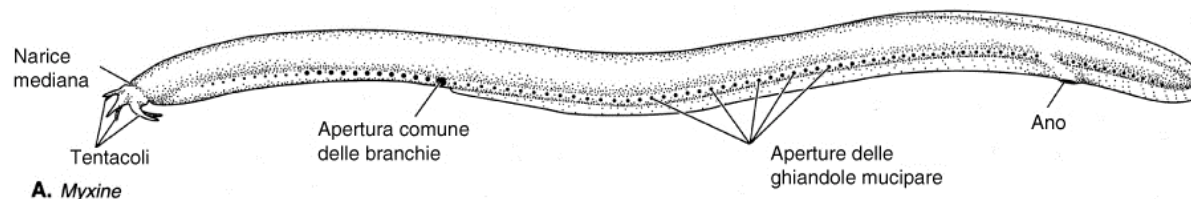
a, b, Missina: principali caratteristiche della morfologia esterna e dettaglio della testa.

c, d, Lampreda: principali caratteristiche della morfologia esterna e dettaglio della testa.

e, Lampreda attaccata a un pesce teleosteo tramite il disco orale.

f, Larva ammocete di una lampreda.





MISSINE

45 (76) specie

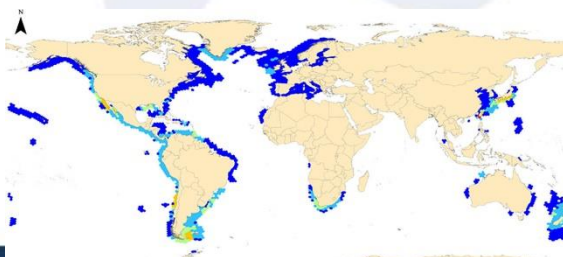
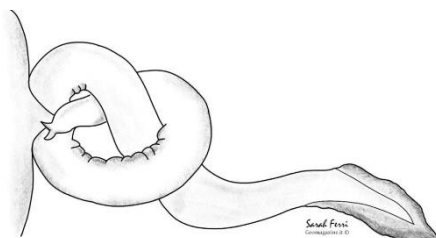
Ghiandole del muco

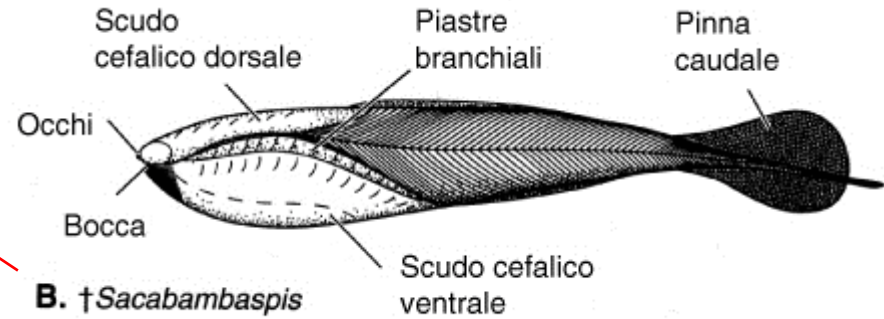
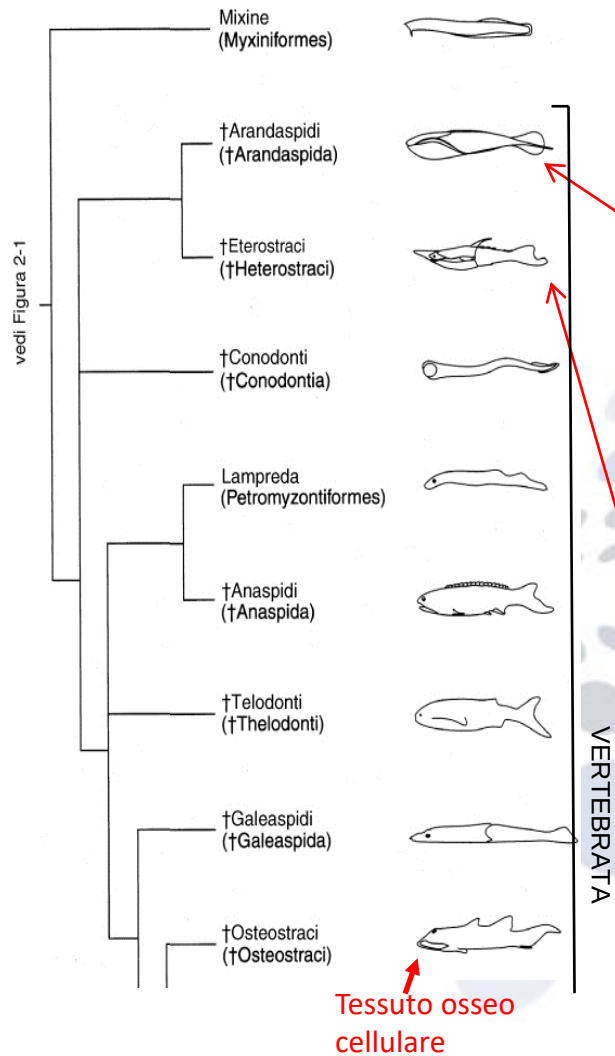
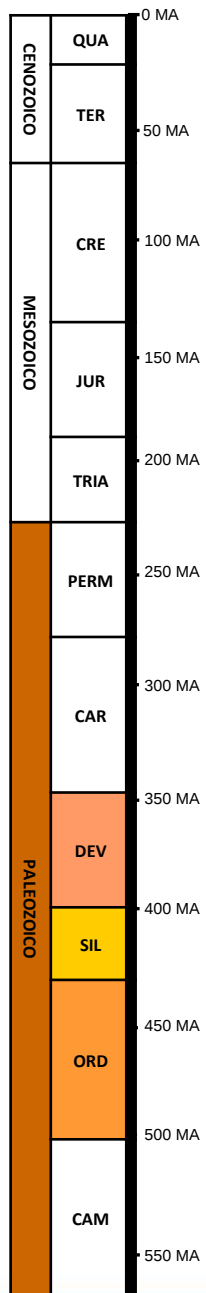
Sinapomorfie: cranio, cervello, nervi cranici, una sola narice, 2 occhi, occhio pineale, linea laterale, un canale semicircolare, fegato, cuore, tubuli renali, camere branchiali a sacca con un'unica apertura.

Plesiomorfie con tunicati e cefalocordati: no mascelle, appendici pari e tessuto osseo, vertebre (solo notocorda)

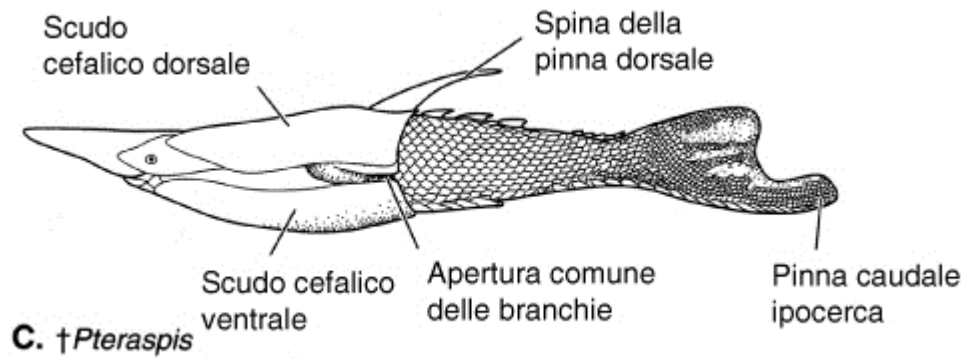
Marine, fluidi corporei isosmotici

Ermafroditismo successivo: maschi, poi femmine



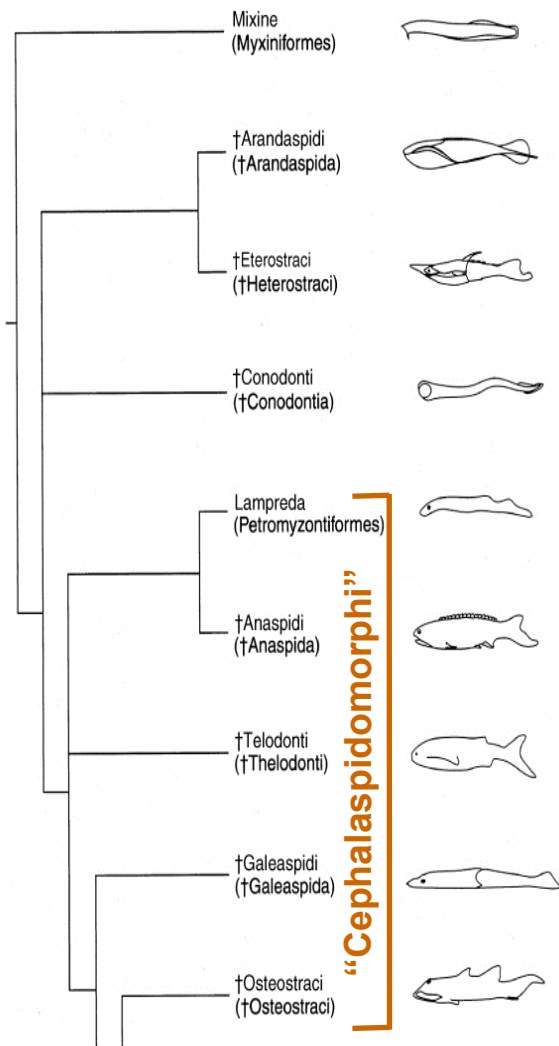


ARANDASPIDE

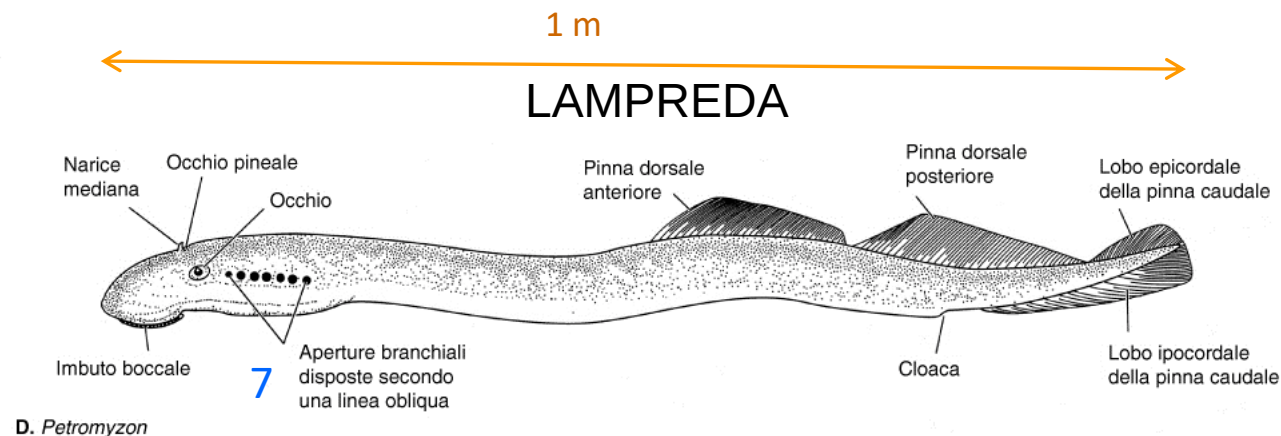


ETEROSTRACO

Figura 3-3



SINAPOMORFIE: VERTEBRE
2 CANALI SEMICIRCOLARI
MUSCOLI RADIALI DELLE PINNE



Petromizontiformi

I petromizontiformi (Petromyzontiformes), o lamprede, nonostante la loro superficiale somiglianza, si distinguono dalle missine per numerosi caratteri morfologici.

La notocorda costituisce ancora il principale asse di sostegno del corpo, ma sono presenti vertebre costituite da piccoli archi neurali.

L'orecchio interno presenta due canali semicircolari e sono presenti veri neuromasti nella linea laterale. Le pinne impari, inoltre, presentano alla loro base muscoli radiali. Le lamprede includono circa 40-50 specie, 3 Famiglie caratterizzate da un complesso ciclo di vita.



Lampreda marina (*Petromyzon marinus*)



Lampreda di fiume (*Lampetra fluviatilis*)



Bocca



Lampreda di ruscello (*Lethenteron kessleri*)



Lampreda padana (*Lethenteron zanandreae*)
(*Lampetra fontinalis*)

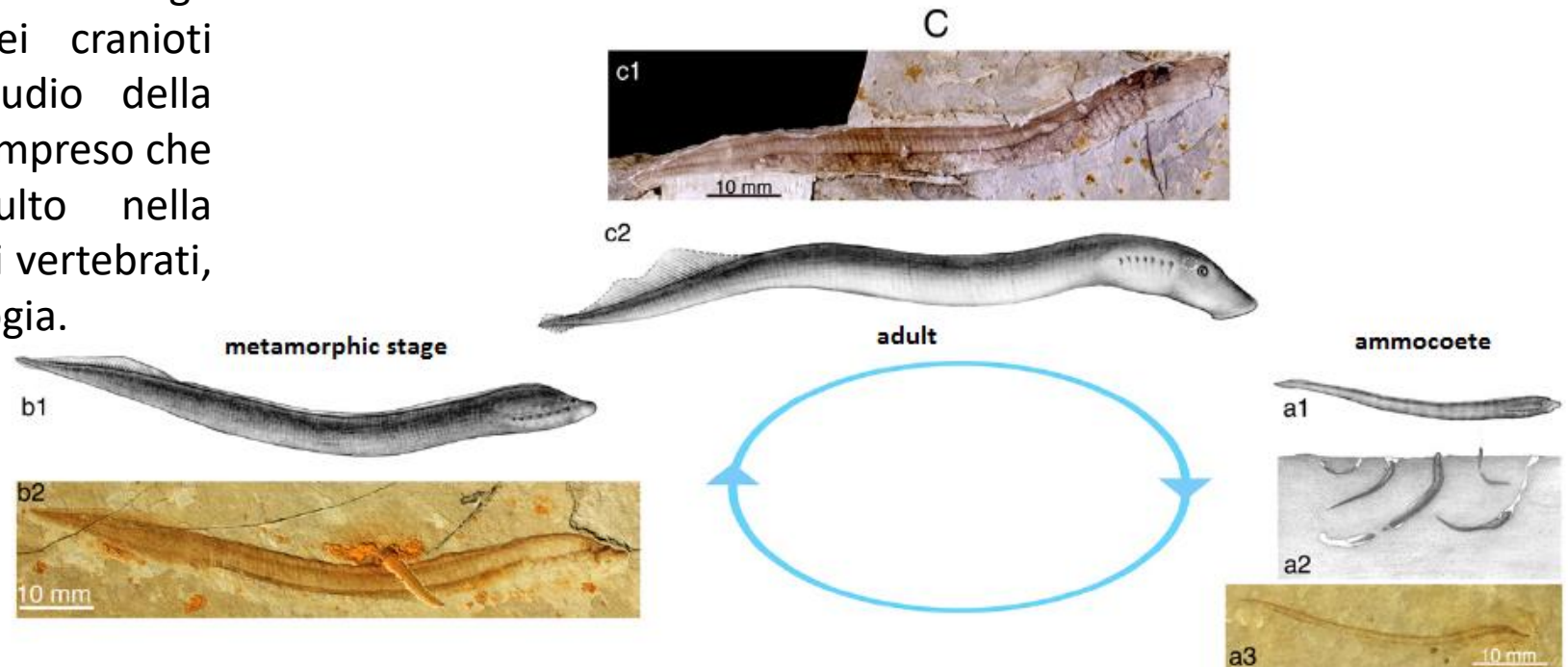
Ciclo di vita delle lamprede:

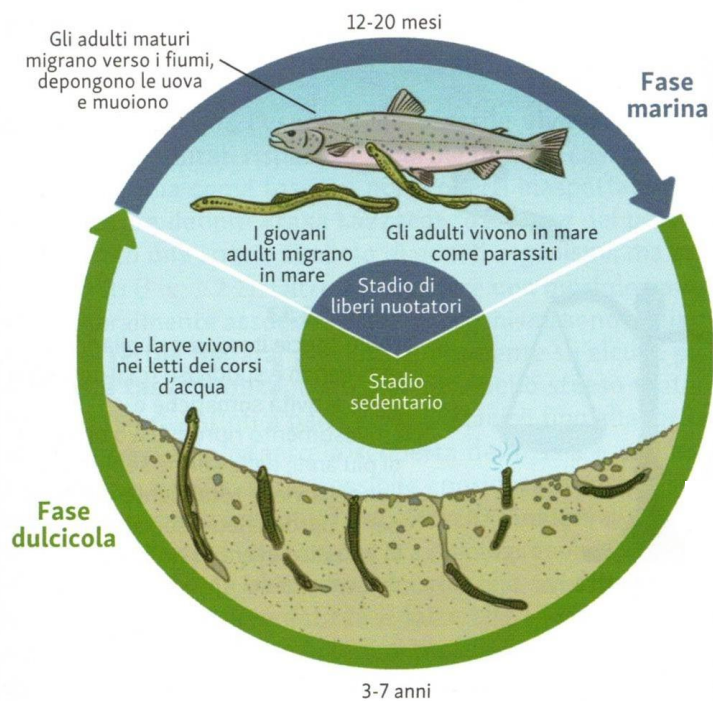
larva (chiamata ammocete) molto diversa dall'adulto.

Nota: i primi zoologi non avevano associato le larve all'adulto e pensavano che i due organismi appartenessero a specie differenti.

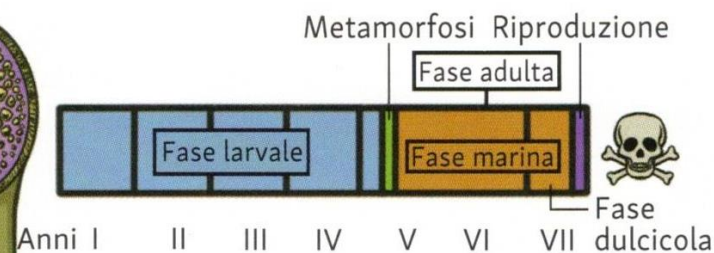
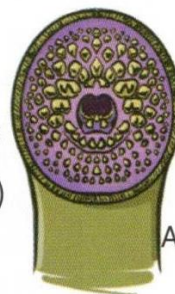
La larva vive in modo simile all'anfiosso, seminfossata sul fondo con un apparato buccale filtratore per certi versi molto simile a quello dell'anfiosso.

Le larve delle lamprede sono gli unici vertebrati in cui l'endostilo svolge la stessa funzione che si osserva nei cefalocordati e negli urocordati e, probabilmente, nei cranioti primitivi. Proprio grazie allo studio della metamorfosi delle lamprede si è compreso che l'endostilo si sviluppa nell'adulto nella ghiandola tiroide, presente in tutti i vertebrati, dimostrandone il rapporto di omologia.





Lampetra fluviatilis:
parassita
(dentelli sviluppati)



L. planeri:
non parassita
(dentelli ridotti)

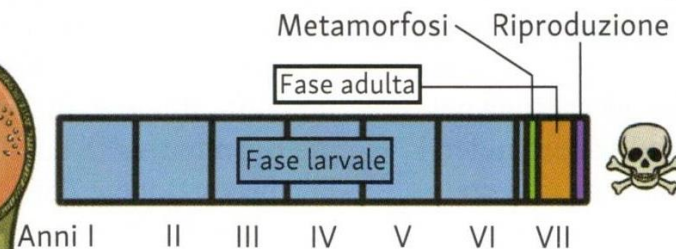
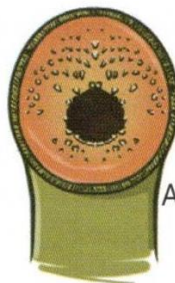


FIGURA 3.14

Confronto fra il ciclo vitale di una lampreda anadroma e quello di una lampreda dulcicola non parassita.

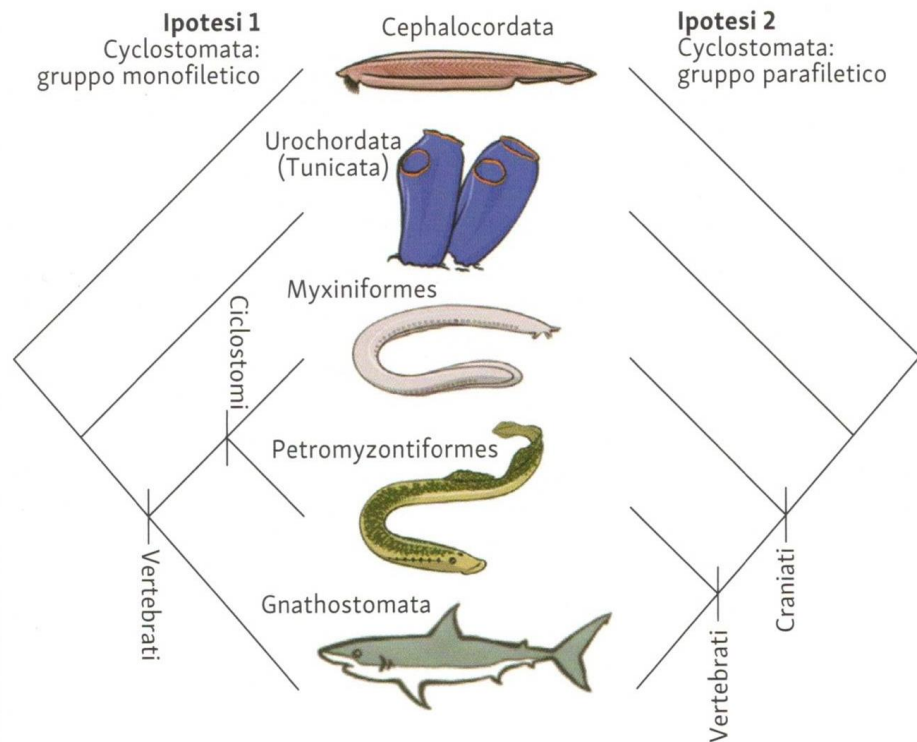


FIGURA 3.9
Attualmente, le evidenze morfologiche e molecolari sembrano sostenere che i Ciclostomi costituiscano un gruppo monofiletico (ipotesi 1).

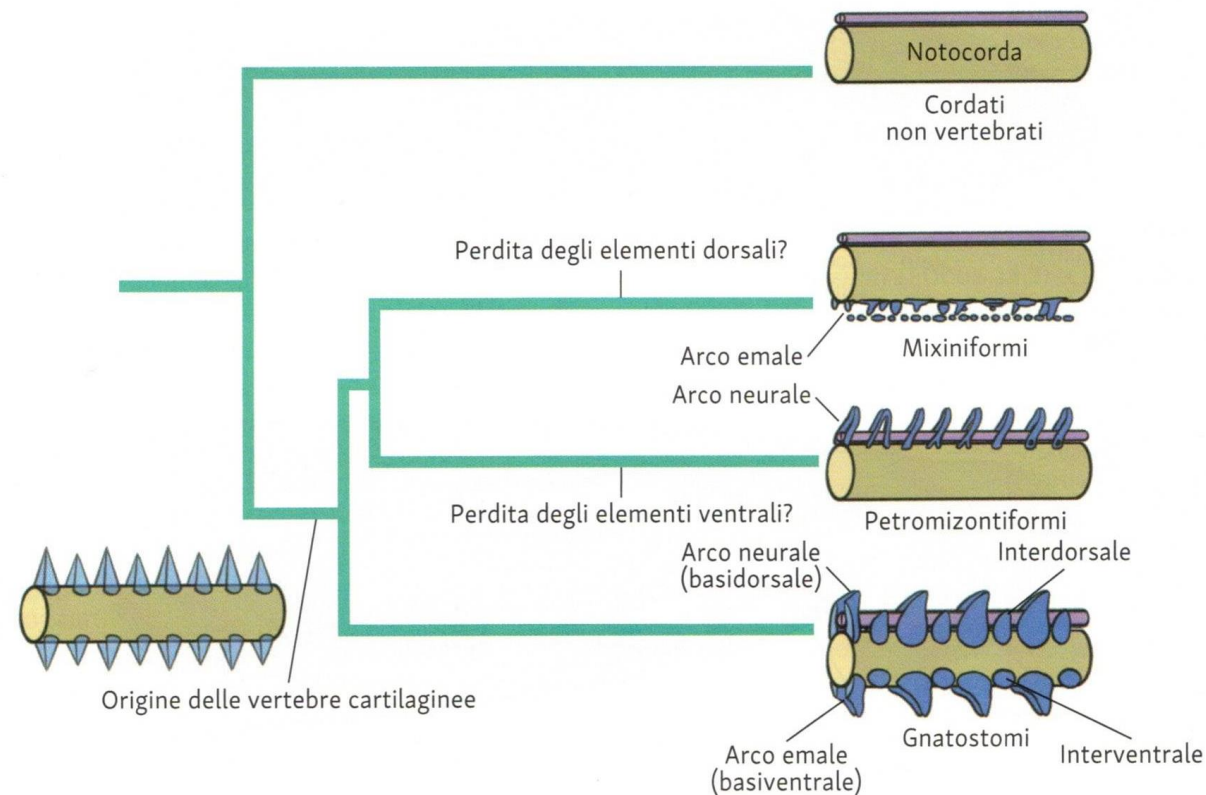


FIGURA 3.10
Recenti studi morfologici e molecolari hanno confermato la presenza nei Mixiniiformi di vertebre rudimentali nella regione caudale; si tratta di noduli cartilaginei che corrisponderebbero agli archi emali delle vertebre degli Gnatostomi.

Rev Neurol. 2012 Aug 1;55(3):157-66.

[Lampreys as an animal model in regeneration studies after spinal cord injury]

Comp Neurol. 2014 April 15; 522(6): 1316–1332. doi:10.1002/cne.23485. **Neurogenesis in the lamprey central nervous system following spinal cord transection**

BUT WHY STUDY LAMPREYS??

Rodemer W, Hu J, Selzer ME, Shifman MI (2020) **Heterogeneity in the regenerative abilities of central nervous system axons within species: why do some neurons regenerate better than others?**

Neural Regen Res 15(6):996-1005

Scientific Reports (2018) 8:742 | DOI:10.1038/s41598-017-18757-1 **Highly conserved molecular pathways, including Wnt signaling, promote functional recovery from spinal cord injury in lampreys**

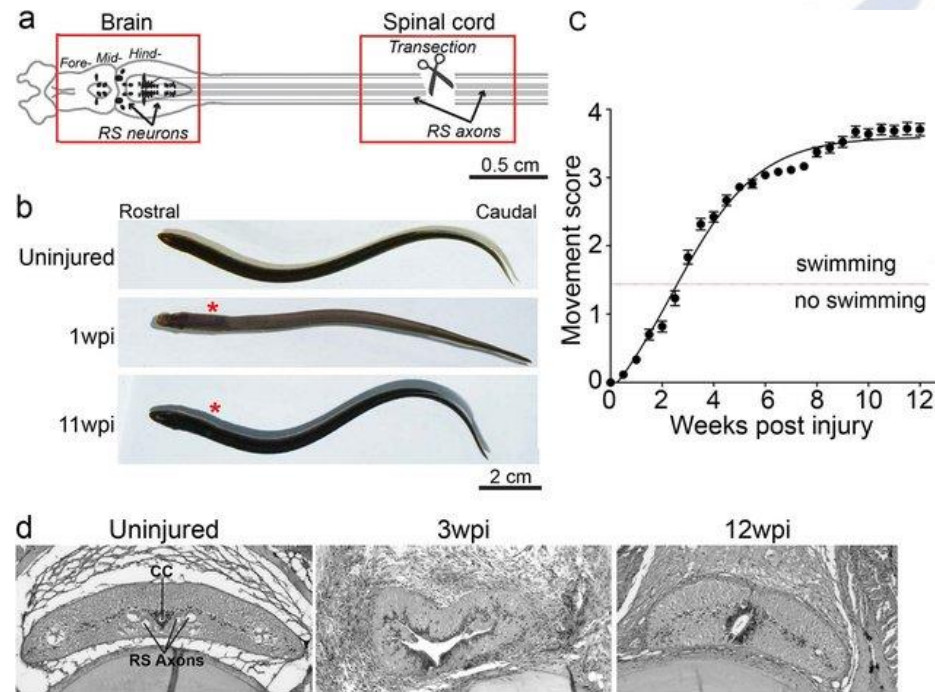


Figure 1. Robust functional recovery after complete spinal cord transection in lampreys. (a) Diagram of lamprey brain and spinal cord showing location of transection site and tissues collected for molecular profiling (red boxes). Somata of RS neurons (arrows) reside in the midbrain and hindbrain, and their axons (black lines) extend the length of the spinal cord. (b) Images of uninjured lampreys and at 1wpi and 11wpi. Asterisks indicate lesion site. (c) Quantitative scale of functional recovery (i.e. swimming): Movement scores are as described fully in 18 : 0-paralysis); 1-head wiggle only; 2-brief, abnormal swimming; 3-persistent swimming with abnormal body shape; 4-apparently normal swimming. Data points represent mean $\pm$ SEM (n = 27-66 animals per data point). (d) Histological sections of lamprey spinal cord from uninjured, 3wpi, and 12wpi demonstrating cytological changes during the recovery from SCI. CC = central canal, RS axons = reticulospinal axons.